

SÉRIE A N° 353

N° D'ORDRE

1019.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Albert MAIGE

Ancien élève de l'École Normale supérieure,
Agrégré des Sciences naturelles,
Préparateur de Botanique à la Sorbonne.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES PLANTES RAMPANTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *27* Mars 1900 devant la Commission d'examen

MM. GASTON BONNIER *Président.*

GIARD..... } *Examineurs.*
VÉLAIN..... }

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1900



SÉRIE A N° 353

N° D'ORDRE

1019.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Albert MAIGE

Ancien élève de l'École Normale supérieure,
Agrégré des Sciences naturelles,
Préparateur de Botanique à la Sorbonne.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES PLANTES RAMPANTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **27** Mars 1900 devant la Commission d'examen

MM. GASTON BONNIER *Président.*

GIARD..... } *Examineurs.*

VÉLAIN..... }



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1900

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	Gaston DARBOUX, <i>Professeur</i> . Géométrie supérieure.
Professeur honoraire..	CH. HERMITE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST..... Chimie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD..... Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ..... Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs.....	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie physique.
	KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN..... Géographie physique.
	GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN..... Histologie.
	PELLAT..... Physique.
	HALLER..... Chimie organique.
Professeurs adjoints..	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
	RIBAN..... Chimie analytique.
	RAFFY..... Analyse et mécanique.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

A MA MÈRE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A

M. GASTON BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A LA SORBONNE

Hommage de respectueuse reconnaissance.

RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES PLANTES RAMPANTES

Par M. A. MAIGE.

INTRODUCTION

Alors que les plantes grimpantes, les plantes parasites, saprophytes, épiphytes, etc., ont fait l'objet de travaux nombreux relatifs à leur biologie générale, les végétaux dont les rameaux rampent à la surface du sol n'ont été jusqu'à présent l'objet d'aucun travail d'ensemble. Il est à présumer cependant qu'à un mode de vie aussi spécial doivent correspondre des caractères adaptatifs particuliers et une biologie distincte. Le seul travail un peu général qui ait été publié sur cette question est un résumé très succinct des différents modes de végétation de ces plantes dû à Kerner von Marilaun (1). Cet auteur divise les plantes rampantes en plusieurs catégories :

1° Les plantes dont la tige, couchée sur le sol, se conserve pendant plusieurs années, et se détruit en arrière à mesure que son extrémité se développe vers l'avant. A cette catégorie appartiennent les *Trifolium repens* et *fragiferum*, diverses espèces du genre *Thymus* et beaucoup de plantes alpines (*Azalea procumbens*, *Dryas octopetala*, etc.).

(1) Kerner von Marilaun, *Pflanzenleben*, 1888.

2° Les plantes dont les rameaux se détruisent après avoir produit des bourgeons qui s'enracinent. Dans cette catégorie on distingue deux types :

a. Les stolons.

b. Les sarments.

a. Les stolons sont des tiges à entre-nœuds courts, dont les bourgeons latéraux ne se développent pas, et dont l'extrémité s'enracine (*Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*, *Vinca major* et *minor*, *Lysimachia Nummularia*, etc.).

b. Les sarments se distinguent des stolons par leurs entre-nœuds allongés et effilés. A l'aisselle de leurs feuilles se forment des bourgeons donnant naissance soit à des rameaux identiques, soit à des rosettes. Leurs entre-nœuds se détruisent à la fin de l'année de leur formation (*Fragaria vesca*, *Potentilla reptans*, *Glechoma hederacea*, *Saxifraga sarmentosa*, etc.).

3° Un dernier groupe est formé par les plantes dans lesquelles la tige aérienne avec toutes ses ramifications périt après la période végétative ; les plantes de cette catégorie sont annuelles ou se propagent par organes souterrains (*Polygonum aviculare*, *Portulaca oleracea*, *Veronica hederæfolia*, etc.).

Sans me préoccuper de la classification précédente, je me suis attaché à réunir des plantes présentant un ensemble de caractères communs, au point de vue de l'adaptation à la vie rampante, et j'en ai étudié la biologie et la morphologie. Cette étude forme le premier chapitre de ce travail.

Dans le deuxième j'ai étudié l'influence de la lumière sur la production des rameaux rampants ainsi que sur leur forme et leur structure, et enfin dans le troisième j'ai recherché comment se comportent les rameaux rampants, vis-à-vis de la pesanteur et de la lumière, et auquel de ces facteurs on doit attribuer la cause de la reptation.

Les conclusions générales énoncent les résultats que l'on peut tirer des divers chapitres de ce travail.

Chacun d'eux est subdivisé lui-même en deux parties :

I. Historique.

II. Observations ou expériences.

CHAPITRE PREMIER

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE DES PLANTES RAMPANTES

I. — HISTORIQUE

A part le travail de Kerner von Marilaun (1), dont il a été question plus haut, les travaux relatifs à la biologie, à la morphologie et à l'anatomie des plantes rampantes, consistent soit en des mémoires spéciaux relatifs à une plante déterminée, soit en des renseignements que l'on trouve çà et là dans les flores ou dans des travaux portant sur des sujets variés.

MORPHOLOGIE EXTERNE. — Grenier (2) signale la différence qui existe entre le *Ranunculus repens* et le *Trifolium repens* : les stolons de *Ranunculus repens* sont définis, ils se terminent par une fleur et se prolongent sympodiquement par un rameau rampant; ceux de *Trifolium repens* sont, au contraire, indéfinis.

Irmisch (3) décrit dans ses grands traits le mode de végétation de *Fragaria vesca* et la disposition sympodique de la tige dressée et du stolon. Dans le même article, il donne également un résumé succinct de la végétation de *Potentilla Fragariastrum* et de *Potentilla reptans*.

Le même auteur, dans son travail sur la végétation des Labiées (4), donne une courte description du développement de la graine à la floraison des *Glechoma hederacea*, *Ajuga*

(1) Kerner von Marilaun, *loc. cit.*

(2) Grenier, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1853.

(3) Irmisch, *Einige Bemerkungen über die krautartigen Rosaceen* (Bot. Zeit., 1850).

(4) Irmisch, *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen* (Halle, 1856).

reptans, *Lamium Galeobdolon*; il signale la transformation possible de la tige florale en tige rampanté chez les *Glechoma hederacea*, *Lamium Galeobdolon*, la présence de stolons florifères chez l'*Ajuga reptans* et chez le *Lamium Galeobdolon* de chicots formés par la base des vieilles tiges détruites.

Dans un autre mémoire (1), il étudie le développement de *Convolvulus sepium*, et signale la présence chez cette plante, de rameaux rampants qui enfoncent leur extrémité dans le sol et se transforment en rhizomes.

Gay (2), étudie l'organisation des stolons des Fraisiers. Ces stolons sont sympodiques dans toutes les espèces, sauf dans le *Fragaria collina*.

Germain de Saint-Pierre (3) étudie l'organisation de la tige rampante de *Potentilla reptans*; l'axe de cette tige, suivant cet auteur, se prolonge indéfiniment en tige couchée dont les bourgeons axillaires s'enracinent; il signale aussi le mode de végétation de la Ronce par arcades successives.

Royer (4), dans sa *Flore de la Côte-d'Or*, compare la végétation des tiges rampantes de *Lamium Galeobdolon*, d'*Ajuga reptans*, de *Glechoma hederacea*, et les distingue de la manière suivante :

Les rameaux rampants de *Glechoma hederacea* sont radicans à tous les nœuds.

Les rameaux rampants de *Lamium Galeobdolon* sont radicans aux nœuds du milieu.

Les rameaux rampants d'*Ajuga reptans* sont radicans seulement à l'extrémité qui forme rosette.

Le même auteur donne également quelques renseignements sur la morphologie des stolons de *Ranunculus repens* et des *Potentilla reptans* et *Anserina*.

Ces stolons sont sympodiques aux nœuds florifères, indéfinis aux nœuds stériles.

(1) Irmisch, *Ueber die Keimung und die Erneuerungsweise von Convolvulus sepium*, etc. (Bot. Zeit., 1857).

(2) Gay, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1858.

(3) Germain de Saint-Pierre, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1875.

(4) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, 1881.

Enfin, il signale la présence de chicots dans le *Vinca minor* et le *Lamium Galeobdolon*, la transformation possible des rameaux rampants souterrains en rameaux rampants aériens chez le *Stachys silvatica*, et des rameaux florifères en rameaux rampants dans le *Vinca minor*.

MORPHOLOGIE INTERNE. — Au point de vue anatomique, un certain nombre des particularités dont je parle ont été signalées individuellement par les auteurs qui se sont occupés de l'anatomie des végétaux.

M. Ad. Chatin (1), a signalé de nombreuses différences existant entre les différentes parties de la tige des végétaux.

M. Costantin (2) a montré les différences qui existent entre la tige florale et le stolon d'*Hieracium Pilosella*, entre le rhizome et la tige aérienne de *Convolvulus sepium*, entre le tubercule et la tige aérienne de *Rubus*.

Chalon (3) a signalé les différences existant entre les tiges stériles radicantes et les tiges dressées florifères de *Hedera Helix*.

Laborie (4) a montré qu'il existait des différences profondes entre les axes d'inflorescence et les axes végétatifs. Dans les premiers, les vaisseaux sont moins nombreux et moins larges, le collenchyme moins développé ; l'écorce est aussi en général plus épaisse et la moelle plus étroite, mais les cas opposés peuvent parfois se présenter ; souvent les rayons médullaires sont sclérifiés, isolant les faisceaux libéro-ligneux dans une gaine de sclérenchyme. Les rameaux de divers ordres ne sont pas semblables entre eux et une même inflorescence offre divers termes de passage entre la structure de la tige et celle des pédoncules qui portent les fleurs.

(1) Ad. Chatin, *Anatomie comparée des végétaux* (Paris, 1856-1886).

(2) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 1883).

(3) Chalon, *Anatomie comparée des tiges ligneuses des Dicotylédones* (Bull. Soc. Roy. Bot. de Belgique, 1867).

(4) Laborie, *Recherches sur l'anatomie des axes floraux* (Thèse, 1888).

Ces faits sont confirmés par les travaux de Nanke (1) et de Klein (2).

II. — OBSERVATIONS

Il me semble nécessaire, avant d'aborder cette étude, d'énoncer les principaux points sur lesquels j'ai cru devoir porter plus spécialement mon attention, les difficultés qui se sont présentées dans leur étude, et la méthode que j'ai employée pour les résoudre.

Les problèmes que je me suis posés principalement sont les suivants :

1° Quels sont les caractères d'adaptation à la vie rampante ?

2° Y a-t-il des bourgeons différenciés spécialement en rameaux rampants, ou un même bourgeon peut-il, suivant les conditions de son développement, émettre soit un rameau dressé, soit un rameau rampant ?

3° Y a-t-il dans une même plante des rameaux adaptés plus ou moins profondément à la reptation ?

4° Quelle est la durée des rameaux rampants ?

Les trois dernières questions relèvent de l'observation pure et simple, la première de la morphologie et de l'anatomie comparées.

Il semble *a priori* que pour déterminer les caractères adaptatifs, il suffise de comparer dans une même plante la tige rampante, en général stérile, à la tige dressée, en général florifère ; mais pour que cette comparaison soit valable il est nécessaire qu'elle porte sur des organes d'une équivalence morphologique absolue. Or trois cas peuvent se présenter :

1° L'organe dressé équivalent à l'organe rampant existe.

2° Cet organe existe, mais il a subi lui-même une adap-

(1) Nanke, *Vergl. anat. Unters. über Bau von Blüthen und vegetativen Achsen dicotyler Holzpflanzen*, 1886.

(2) Klein, *Inaug. Dissert.*, 1886.

tation secondaire et par suite perdu en partie les caractères de la tige dressée.

3° Cet organe n'existe pas.

Dans le premier cas, la comparaison est facile; je citerai comme exemple les *Lamium Galeobdolon*, *Glechoma hederacea*, *Vinca major*, *Convolvulus sepium*, etc. Comme exemple du second, je citerai le *Fragaria vesca*. Les entrenœuds du stolon, ainsi que je le montrerai, sont équivalents aux entrenœuds de la rosette qui forme la base de la tige florale; or ces derniers entrenœuds ont subi eux-mêmes une adaptation secondaire aux fonctions de rhizome et d'organe de réserve. Comme exemple du troisième, je citerai le *Trifolium repens*; les axes florifères situés à l'aisselle des feuilles ne sont nullement équivalents morphologiquement aux rameaux rampants.

D'autres plantes, comme les *Potentilla reptans*, *Duchesnea indica*, rentrent aussi dans ce dernier cas.

Comment déterminer alors les caractères adaptatifs? Ce qui domine la morphologie, ce sont les deux grandes lois de l'unité de plan et de l'adaptation. Si nous considérons les rameaux rampants comme provenant d'une adaptation, c'est-à-dire comme étant le résultat de l'évolution de rameaux primitivement dressés, cette évolution aura introduit dans leur morphologie et leur anatomie, des modifications adaptatives, sans changer la constitution fondamentale de l'organe.

Si nous comparons donc les divers organes d'une plante rampante, aux divers organes d'une plante dressée d'une espèce voisine, nous devons trouver dans cette dernière un organe homologue à l'organe rampant de la précédente. Les différences qui existeront entre ces deux organes homologues, et qui ne pourront être *sûrement* pas attribuables à des différences d'espèce à espèce, seront par suite des caractères adaptatifs. En opérant ainsi nous ne risquons qu'une chose, c'est d'omettre quelque caractère adaptatif; mais nous aurons pour nous venir en aide les

cas où la comparaison sur la même plante est possible et où les caractères d'adaptation ne sont pas douteux.

J'ai pu de cette manière résoudre les cas où la comparaison directe sur la même plante était impossible.

Les coupes ont été faites dans des parties suffisamment âgées pour que leurs éléments aient atteint leur structure définitive.

J'ai réuni les plantes étudiées en trois groupes, chacun d'eux étant déterminé par un ensemble de caractères adaptatifs.

PREMIER GROUPE

Lamium Galeobdolon.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — A la reprise de la végétation, se développent à la fois des tiges dressées florifères et des tiges dressées stériles ; elles proviennent toutes soit du redressement des stolons de l'année précédente ou du développement de leurs bourgeons latéraux, soit des chicots formés par les bases des anciennes tiges détruites (fig. 1, Pl. V).

La tige florifère présente à sa base quelques nœuds à bourgeons, puis viennent les nœuds floraux, dont le nombre peut aller jusqu'à 10, mais peut aussi descendre à 4, 3, 2, 1; dans ce cas, la tige dressée porte souvent à son sommet des nœuds stériles à bourgeons et se transforme presque toujours après floraison en tige rampante (FR, fig. 2, Pl. V). Cette transformation est au contraire des plus rares lorsque le nombre des nœuds florifères est considérable.

Les fleurs sont disposées en glomérules à l'aisselle des bractées florales. Chaque glomérule peut comprendre jusqu'à 6 à 8 fleurs, mais ce nombre peut varier beaucoup par suite de l'avortement d'un nombre de fleurs plus ou moins grand; il tombe souvent à 4, 3, 2, 1, ou même à 0, toutes les fleurs avortant.

Cette réduction a lieu surtout dans les nœuds situés à la base ou au sommet de la tige florifère.

D'autres fois il peut arriver que le nombre des nœuds végétatifs de la base devienne considérable, ce qui diminue par un autre procédé le nombre des nœuds fertiles.

Ces divers rameaux à fécondité atténuée forment transition entre les rameaux florifères normaux et les rameaux dressés stériles.

Ces derniers se développent, comme il a été dit, en même temps que les rameaux florifères ; au début, ils présentent et gardent pendant plusieurs mois l'aspect normal de rameaux dressés (SD, fig. 1, Pl. V), ils ressemblent tout à fait aux rameaux dressés stériles que l'on trouve dans des espèces voisines, le *Lamium album*, par exemple ; puis, à un moment donné, on voit leur extrémité terminale s'infléchir, passer par une série de positions obliques (SO, fig. 2, Pl. V) et devenir finalement horizontale (SR, fig. 2, Pl. V) ; en même temps la croissance intercalaire des entrenœuds voisins du sommet augmente considérablement, les feuilles qui recouvraient le bourgeon terminal s'écartent les unes des autres, et ce bourgeon prend un aspect particulier que l'on rencontre fréquemment chez les rameaux rampants et auquel je donnerai le nom de *bourgeon dissocié*.

Après avoir pris la position horizontale, la tige continué à croître et retombe à terre en formant arcade au-dessus du sol (1). Ses premiers nœuds ne présentent pas de racines adventives, mais celles-ci apparaissent aux suivants (SR, fig. 3, Pl. V). La tige ne garde d'ailleurs pas longtemps cette position et ne tarde pas à se redresser de nouveau (SD, fig. 3, Pl. V).

Dans mes observations de 1899, la transformation en

(1) Si l'extrémité de la tige vient à s'atrophier au début de la période rampante, elle est, en général, remplacée par les bourgeons situés sur la partie horizontale, les plus voisins du sommet de la tige. Ces bourgeons se développent directement en rameaux horizontaux.

tige rampante s'est accomplie au milieu de mai, et dès le commencement de juillet, certains rameaux rampants se redressaient de nouveau.

Il se forme ainsi une nouvelle période dressée, à laquelle peuvent prendre part des rameaux issus des chicots situés à la base des tiges, ou provenant du développement des bourgeons situés sur la partie rampante des rameaux précédents. Les tiges dressées, qui se développent pendant cette seconde période, se transforment en général assez rapidement en tiges rampantes (SO, fig. 3, Pl. V). Elles sont de deux sortes; les unes sont des tiges stériles, les autres des tiges florales, mais dont toutes les fleurs sans exception avortent à l'aisselle de leurs bractées.

La tige florifère se détruit en général après la floraison; mais, comme il a été dit plus haut, elle peut parfois continuer à croître et se transformer en tige rampante. Cette transformation s'accomplit de la manière suivante: les entre-nœuds supérieurs s'allongent, les fleurs s'ils en possédaient avortent et les bractées à l'aisselle desquelles elles se trouvaient reprennent plus ou moins les caractères de la feuille normale; les entre-nœuds suivants portent des bourgeons et se comportent comme les entre-nœuds supérieurs d'une tige dressée stérile (fig. 4, Pl. V). La même transformation peut se faire sur les rameaux latéraux florifères de la tige dressée fertile, quand par exception ils se développent.

Pendant l'hiver se détruisent, en général, la partie des rameaux rampants qui ne s'est pas enracinée, ainsi que celle qui forme arcade au-dessus du sol; j'ai trouvé cependant, au printemps, quelques-unes de ces arcades encore vivantes dont les bourgeons se développaient en rameaux dressés.

Il ne persiste que les entre-nœuds enracinés et la base du stolon ou de la tige florale, dans laquelle se sont accumulées des réserves d'amidon; cette base est formée d'un ou deux entre-nœuds très courts, les bourgeons qu'elle porte se développent en nouvelles branches, dont la base

subsistera de même l'année suivante et ainsi de suite. On peut ainsi trouver réunies entre elles les bases des tiges de sept années consécutives ; le tout forme un chicot, organe de réserve et de conservation de la plante (CH, fig. 1 et 2, Pl. V). Quant aux entre-nœuds rampants qui réunissent les différents nœuds radicans, ils se détruisent, en général, dans le courant de l'année qui suit leur formation.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige florifère. — La tige florifère comprend deux parties :

1° La base qui porte des bourgeons et constitue la partie végétative (BV, fig. 1, Pl. V).

2° La hampe florale qui porte des fleurs et forme la partie florifère (HF, fig. 1, Pl. V).

La partie végétative présente à la base un ou deux entre-nœuds très courts, munis d'écailles, qui serviront à augmenter plus tard le chicot ; puis viennent deux ou trois entre-nœuds plus allongés portant des feuilles à pétiole développé, non aplati, à limbe peu allongé, arrondi à la base, légèrement aigu au sommet ; la tige est quadrangulaire et porte des poils également répartis sur toutes ses faces.

Sa structure est la suivante :

L'écorce, formée de cellules arrondies, présente aux quatre angles un flot de collenchyme. Le cylindre central renferme quatre grands faisceaux aux angles et quatre petits dans l'intervalle. Les formations secondaires bien développées font tout le tour de la tige.

Le bois est formé de vaisseaux peu nombreux et d'un sclérenchyme abondant.

La hampe florifère présente des caractères nettement distincts de la partie végétative, les entre-nœuds sont plus courts et presque glabres, leurs angles sont plus accentués ; leurs feuilles, munies de pétioles aplatis et courts, s'insèrent sur la tige par une large gaine à l'aisselle de laquelle se trouvent les glomérules de fleurs ; le limbe de ces feuilles est rétréci et très allongé. Au point de vue anatomique, l'écorce est formée de cellules relativement

plus larges et moins nombreuses que dans la partie végétative, les quatre îlots de collenchyme situés aux angles sont moins développés. Le cylindre central reste à un état de faible différenciation; aux angles se trouvent quatre faisceaux dont le bois est formé de quelques rangées de vaisseaux plongés dans un parenchyme non lignifié. Dans l'intervalle de ces quatre faisceaux se trouvent des faisceaux plus petits. Le péricycle est générateur en des points isolés, mais il ne se forme pas d'assise génératrice continue autour de la tige.

Tige stérile. — La tige stérile comprend deux parties :

1° La partie dressée.

2° La partie rampante.

La tige stérile dressée présente tout à fait les caractères morphologiques et anatomiques de la partie végétative de la tige florifère.

La tige stérile rampante présente par rapport à la tige stérile dressée les différences suivantes :

1° Le bourgeon terminal est dissocié.

2° Les feuilles se redressent vers le haut par torsion des pétioles.

3° Il se développe aux nœuds des racines adventives ; ces racines se développent en nombre variable et suivant les quatre angles un peu au-dessous de l'insertion des feuilles.

4° Le diamètre de la tige rampante est moindre que celui de la tige dressée; on ne peut objecter là qu'il s'agisse d'une question d'âge, car le diamètre de la tige rampante est souvent moindre que celui de la tige dressée plus jeune qui provient du redressement de son extrémité.

5° Les entre-nœuds sont en moyenne plus allongés.

Au point de vue anatomique la tige rampante ne présente que peu de différence avec la tige dressée. L'écorce renferme le même nombre d'assises de cellules et garde la même épaisseur absolue, ce qui rend son épaisseur relative plus considérable.

Le cylindre central est identique, mais de plus faible diamètre.

Tiges florifères intermédiaires. — Il existe deux types principaux de ces tiges :

1° Les tiges à nœuds fertiles peu nombreux qui après floraison se transforment en tiges rampantes (FR, fig. 2, Pl. V).

2° Les tiges à fleurs avortées de la seconde période qui se transforment presque immédiatement en tiges rampantes.

Les tiges du premier groupe présentent une tendance vers l'état végétatif, elles conservent certains caractères de la tige florifère comme les angles saillants, l'absence de poils, mais les bractées florales présentent un retour très net vers l'état de feuilles ordinaires ; leur pétiole a une longueur intermédiaire, il est peu aplati, leur limbe une forme moins allongée. Si la tige ne présente qu'un petit nombre de nœuds florifères, deux ou trois par exemple, ses entre-nœuds, au lieu de rester courts, s'allongent comme ceux d'une tige dressée stérile au moment où elle se transforme en tige rampante ; la tige florifère ressemble alors tout à fait à une tige stérile rampante à l'aisselle de deux ou trois nœuds de laquelle se trouveraient des fleurs (FR, fig. 2, Pl. V).

Au point de vue anatomique, il y a également retour des caractères végétatifs ; si l'on fait une coupe dans la partie fertile d'une tige n'ayant que deux ou trois nœuds florifères, on peut constater que le cylindre central présente une assise génératrice continue et un bois bien développé et bien sclérifié. L'écorce, par la dimension et le nombre de ses cellules, rappelle encore cependant la tige florifère.

Les tiges à fleurs toutes avortées de la seconde période présentent aussi un retour à l'état végétatif ; leurs entre-nœuds sont complètement recouverts de poils comme ceux d'une tige stérile, leurs bractées florales présentent une forme intermédiaire entre la feuille normale et la bractée typique. Ces tiges se transforment de bonne heure en tiges

rampantes et les racines adventives se développent aussi bien aux nœuds à fleurs avortées qu'aux autres.

Au point de vue anatomique, le retour à l'état végétatif est complet.

RÉSUMÉ. — Les résultats les plus saillants de cette étude peuvent être énoncés ainsi :

1° L'évolution d'un rameau destiné à devenir rampant comprend trois phases :

- a.* Une phase dressée.
- b.* Une phase horizontale sans racines adventives.
- c.* Une phase horizontale avec racines adventives.

2° Les bourgeons stériles situés sur la base dressée ou sur les chicots passent par ces différentes phases ; ceux qui se trouvent sur la partie rampante se développent en rameaux rampants si leur développement a lieu pendant la période rampante, en rameaux dressés si leur développement a lieu pendant la période dressée qui vient ensuite.

3° Les caractères d'adaptation à la reptation sont les suivants :

- a.* Dissociation du bourgeon terminal.
- b.* Amincissement de la tige et allongement des entrenœuds.
- c.* Développement de racines adventives aux nœuds.
- d.* Réduction du cylindre central.

4° Entre la tige florifère et la tige stérile on trouve des tiges à fécondité atténuée soit par avortement des fleurs, soit par diminution du nombre des nœuds florifères. Ces tiges se transforment plus tard en rameaux rampants. La transformation est d'autant plus précoce que la fécondité est moindre. Au point de vue morphologique et anatomique, ces rameaux présentent un retour plus ou moins accentué des caractères végétatifs.

Ajuga reptans.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps, le bourgeon central de la rosette se développe en tige dressée florifère, les bourgeons latéraux en rameaux stériles; ces derniers paraissent se développer en même temps que la tige florifère centrale, mais, en réalité, celle-ci avec toute sa grappe florale est depuis longtemps différenciée au sein de la rosette, quand les bourgeons latéraux commencent à se développer. Ces bourgeons ne se développent pas tous horizontalement, un certain nombre se développent d'abord en rameaux obliques qui gardent un certain temps cette position, puis se courbent à leur extrémité pour prendre la position horizontale. A ce stade les nœuds de la tige rampante ne portent pas de racines adventives, celles-ci apparaissent quand le stolon a atteint ses dimensions définitives; elles se montrent presque en même temps à tous les nœuds, mais le premier et souvent le second, à partir de la base, en sont dépourvus.

L'extrémité terminale du stolon s'épanouit en formant une nouvelle rosette qui émet à sa base des racines adventives, s'enracine, et au printemps suivant se comporte comme il a été dit. Souvent le dernier et même l'avant-dernier entre-nœuds du stolon sont courts et forment ainsi transition entre les entre-nœuds allongés du stolon et ceux de la rosette. Certains stolons peuvent même être réduits à ces entre-nœuds courts. Il peut enfin arriver que ces entre-nœuds eux-mêmes n'existent pas et que quelques-uns des bourgeons latéraux se développent directement en rosettes, qui restent rattachées à la base de la rosette mère et se comportent l'année suivante comme d'ordinaire.

C'est là un mode de multiplication accidentel chez l'*Ajuga reptans*, mais commun chez l'*Ajuga genevensis*.

Les bourgeons latéraux du stolon peuvent se comporter comme le stolon lui-même, c'est-à-dire émettre un rameau

allongé terminé en rosette, ou un rameau formé d'un ou deux entre-nœuds courts, ou immédiatement une rosette.

La tige florifère centrale porte à sa base un ou deux nœuds végétatifs pourvus de bourgeons, puis viennent les nœuds floraux dont l'ensemble forme une grappe compacte. Accidentellement, certains bourgeons latéraux de la rosette, au lieu d'émettre un rameau stérile, se développent en une tige dressée, florifère, identique à la tige centrale, avec cette différence cependant, que la hampe florale présente en général un nombre moindre de nœuds florifères. Il peut même arriver que le nombre de ces nœuds florifères diminue considérablement et se réduise à 4, 3, 2, 1, et la tige se termine alors par une partie végétative stérile. La réduction dans la fécondité de ces hampes à nœuds florifères peu nombreux est encore accentuée par ce fait que les glomérules sont formés d'un très petit nombre de fleurs et que souvent toutes les fleurs situées à l'aisselle d'une des deux bractées opposées avortent ou sont remplacées par un bourgeon stérile. Ces rameaux à fécondité atténuée se transforment après la floraison en rameaux rampants d'une manière analogue à celle qui a été indiquée pour le *Lamium Galeobdolon*, le bourgeon terminal se dissocie en même temps que la tige se courbe de plus en plus à son extrémité pour prendre la position horizontale.

Cette transformation de la tige après floraison en tige rampante ne se produit pas dans les hampes florales à étages florifères nombreux. Je ne l'ai jamais rencontrée sur la tige florifère centrale, mais je dois mentionner ce fait qu'elle a été constatée une fois sur une tige centrale à étages floraux peu nombreux et considérée comme un cas tératologique (1). Je dois enfin mentionner que j'ai trouvé un pied d'*Ajuga reptans*, où la rosette centrale s'était développée en stolon.

Ces rameaux à fécondité atténuée peuvent être considérés

(1) Moquin-Tandon, *Eléments de tératologie végétale* (Paris, 1841).

comme formant transition entre la tige florifère centrale et le stolon stérile.

Dans les lieux bien éclairés, certaines rosettes provenant des stolons du printemps peuvent fleurir dès l'automne; dans les lieux fortement ombragés, au contraire, une rosette peut rester plusieurs années sans fleurir; chaque année, elle émet des stolons latéraux, et développe à son extrémité des entre-nœuds courts, qui s'ajoutent à ceux des années précédentes en formant une sorte de rhizome à la surface duquel on distingue les cicatrices des feuilles tombées.

Les stolons se détruisent, en général, vers la fin de l'année de leur formation ou au commencement de l'année suivante.

La rosette qui leur a donné naissance disparaît en même temps, et les rosettes issues d'un même pied sont isolées les unes des autres; cependant, dans les endroits humides, la base de la tige florifère et les stolons qu'elle porte peuvent conserver leur vitalité jusqu'à la formation des stolons de l'année suivante, et comme la base de l'ancienne rosette conserve souvent avec elle le dernier entre-nœud du stolon qui lui a donné naissance, on a ainsi rattachés les uns aux autres les stolons de trois années consécutives.

Dans d'autres cas, toujours dans les lieux humides, les stolons se détruisent après la floraison, à l'exception de leur base qui reste rattachée à la rosette-mère décapitée par la destruction de sa hampe florale; les bourgeons situés à l'aisselle des premiers nœuds des bases subsistantes de ces stolons se développent alors en rosettes qui, l'année suivante, donnent des hampes florales et des stolons; on a ainsi un grand nombre de rosettes réunies à la rosette-mère par une série d'articles courts. L'ensemble forme une sorte de chicot analogue à ceux que l'on rencontre chez le *Lamium Galeobdolon*; mais, tandis que chez cette plante le chicot est la règle et dure plusieurs années, ici il est l'exception et dure une seule année.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige florifère. — La tige florifère, latérale ou terminale, comprend deux parties :

1° La base végétative.

2° La hampe florale.

La base végétative comprend en général deux entre-nœuds ; ces entre-nœuds sont glabres, ils ne présentent pas la forme carrée, mais une forme de carène, ils offrent deux grandes faces convexes et deux petites concaves ; ces faces sont séparées par quatre angles peu accentués, rapprochés deux par deux, et correspondant aux angles de la tige des Labiées. Les feuilles que portent ces entre-nœuds ont une forme allongée rappelant celle des feuilles de la rosette.

Une coupe transversale montre une écorce épaisse avec quatre îlots très peu développés de collenchyme aux angles ; le cylindre central a une forme ovalaire, il possède quatre grands faisceaux très surbaissés correspondant aux angles et, dans l'intervalle, des faisceaux plus petits. L'assise génératrice fait tout le tour de la tige, mais fonctionne peu. L'anneau ligneux est peu épais, le bois est formé de vaisseaux peu nombreux et de sclérenchyme abondant.

La hampe florale présente des caractères nettement différents de la base végétative : elle est carrée et fortement poilue sur deux faces, les feuilles qu'elle porte se réduisent et présentent une forme arrondie en devenant des bractées florales, leur limbe s'insère directement sur la tige, sans se rétrécir en une sorte de pétiole comme celles de la base végétative et de la rosette ; au point de vue anatomique, la hampe florale reste à un état de différenciation peu avancé, l'écorce possède aux angles quatre petits îlots de collenchyme, et comprend un nombre moindre d'assises de cellules que la base végétative, mais ces cellules ont des dimensions relatives plus grandes ; le cylindre central est carré, il présente aux angles quatre faisceaux plus développés, et dans l'intervalle de plus petits. Les faisceaux sont peu différenciés, ils comprennent quelques vaisseaux

séparés par du parenchyme non lignifié. Il ne se forme pas d'assise génératrice continue, mais seulement de petits îlots libéro-ligneux par division du péricycle.

Stolon. — Le stolon possède des entre-nœuds de même forme carénée que les entre-nœuds végétatifs de la base de la tige florale. Les feuilles présentent aussi la même forme, mais une torsion de leur base ramène leur limbe vers le haut. La tige est également dépourvue de poils. Si l'on compare le bourgeon terminal à celui qui termine une tige dressée intermédiaire à floraison atténuée, on constate que ce bourgeon est nettement dissocié; l'épaisseur du stolon est en moyenne plus mince que celle de la tige centrale ou des tiges latérales florifères, la longueur des entre-nœuds un peu plus grande. Les racines adventives naissent aux nœuds en traversant la gaine de la feuille; il y en a deux aux nœuds antérieurs; le 1^{er} et le 2^e nœud en sont souvent dépourvus; aux dernier et avant-dernier nœuds elles sont au contraire plus développées et plus nombreuses; il peut s'en envelopper quatre ou cinq. Au point de vue anatomique, la structure est la même que celle de la base végétative, avec cette différence que le diamètre total étant moindre et l'écorce gardant à peu près la même épaisseur, le cylindre central présente un diamètre plus petit; l'assise génératrice possède une activité plus grande, ce qui se conçoit facilement, si l'on considère que, dans la hampe florale, le développement des fleurs et des graines absorbe une quantité considérable de matières nutritives, qui peuvent être utilisées dans le second cas pour le développement des tissus.

Tiges florifères intermédiaires. — La base et le sommet de ces tiges présentent les caractères végétatifs morphologiques et anatomiques généraux du stolon. La partie florifère intermédiaire présente les caractères de la tige florifère; cependant, elle est plus mince et possède des entre-nœuds souvent plus allongés. Au point de vue anatomique, le tissu ligneux est plus différencié que celui d'une

tige florifère ordinaire et il y a tendance à la formation d'une assise génératrice continue autour de la tige. Ces caractères la rapprochent du stolon, c'est-à-dire de l'état végétatif.

RÉSUMÉ. — Les principaux résultats de cette étude sont les suivants :

1° Un rameau rampant est un rameau qui garde les caractères végétatifs et présente quelques modifications adaptatives, à savoir :

a. Dissociation du bourgeon terminal.

b. Amincissement et allongement faibles des entrenœuds.

c. Développement de racines adventives aux nœuds.

d. Réduction du diamètre du cylindre central.

2° L'évolution la plus complète d'un rameau rampant comprend trois phases :

a. Une phase oblique.

b. Une phase horizontale sans racines adventives.

c. Une phase horizontale avec racines adventives.

3° Les différents bourgeons de la rosette sont équivalents en puissance au point de vue morphologique, c'est-à-dire peuvent donner soit une tige florifère, soit une tige à floraison atténuée, soit un stolon, soit une rosette stérile ; mais il y a une spécificité très accentuée, le bourgeon central donne toujours pour ainsi dire une hampe florale, les bourgeons latéraux des stolons stériles.

4° Entre la tige florifère et le stolon stérile, on trouve des rameaux à fécondité atténuée par réduction du nombre des étages floraux et avortement des fleurs ; ces rameaux se transforment plus tard en rameaux rampants. Au point de vue morphologique et anatomique, ils présentent un retour plus ou moins accusé vers l'état végétatif.

Stachys silvatica.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps se développent les rameaux dressés ; ces rameaux présentent à leur base plusieurs entre-nœuds végétatifs, et se terminent à leur partie supérieure par une hampe florale (fig. 2, Pl. VII). Si quelques-uns se développent tardivement ils restent à l'état végétatif. Les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles qui avoisinent la hampe florale donnent une hampe identique ; les autres se développent après la floraison en rameaux stériles qui se redressent verticalement (SD, fig. 2, Pl. VII). Les bourgeons situés tout à fait à la base de la tige dressée sur la partie enterrée se développent après la floraison en rameaux rampants souterrains pourvus d'écailles ; mais parfois ces rameaux s'échappent du sol en donnant des rameaux rampants aériens munis de feuilles (1). Ces rameaux rampants (fig. 8, Pl. V) portent aux nœuds des racines adventives ; au printemps leur extrémité se redresse pour donner les rameaux florifères. Leurs bourgeons latéraux ne se développent pas en général à cette époque, mais si par hasard l'extrémité du rameau rampant vient à se détruire, c'est le bourgeon latéral le plus voisin de cette extrémité qui se développe au printemps en rameau dressé. Les rameaux rampants peuvent également provenir du développement après la floraison de ces mêmes bourgeons situés sur l'ancienne tige rampante. Il en résulte que la différenciation de ces bourgeons est une question de temps.

Quant aux bourgeons situés sur la tige dressée, nous avons vu qu'ils se développent en rameaux rampants s'ils sont sur la partie basilaire souterraine de cette tige, et en rameaux dressés s'ils sont sur sa partie aérienne.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige dressée. — La tige dressée présente deux parties :

(1) J'ai observé le même fait sur les rameaux rampants de *Veronica Chamædrys*.

1° La base végétative.

2° La hampe florale.

La partie végétative présente au début des feuilles ovales, arrondies au sommet ; à mesure que l'on se rapproche de la hampe florale, la forme des feuilles varie, elles deviennent plus allongées, plus aiguës au sommet, et possèdent des pétioles relativement plus courts. En même temps les angles de la tige deviennent plus accentués. Si la tige reste stérile, elle garde constamment les caractères végétatifs de la base.

Tige rampante. — Les rameaux rampants présentent les caractères morphologiques généraux de la base végétative ; mais la croissance intercalaire de leurs premiers entrenœuds étant plus considérable, le bourgeon terminal, comparé à celui d'une tige dressée stérile est nettement dissocié (fig. 7 et 8, Pl. V) ; les pétioles des feuilles se redressent verticalement, les nœuds portent des racines adventives ; celles-ci se développent suivant les angles de la tige au-dessous du point d'insertion des feuilles. Au point de vue anatomique, la structure est la même de part et d'autre.

Veronica officinalis.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps les rameaux rampants de l'année précédente se redressent et les bourgeons qu'ils portent à l'aisselle de leurs feuilles se développent en tiges dressées (FD, fig. 5, Pl. V). Chacune de ces tiges porte d'abord plusieurs nœuds végétatifs, puis viennent un ou deux nœuds à l'aisselle desquels se différencient les axes floraux (HF, fig. 5, Pl. V). Le nombre de ces axes est variable : j'ai trouvé des rameaux pourvus de quatre axes floraux, d'autres d'un seul, et enfin d'autres complètement stériles. Il arrive aussi assez fréquemment dans ces axes que la partie supérieure de la grappe florale avorte et même que toute la grappe avorte complètement au sein de la feuille qui la produit.

Le stade dressé dure un certain temps, puis la tige s'incline peu à peu et prend la position horizontale en formant parfois une sorte d'arcade au-dessus du sol. Au début, cette tige ne présente aucune racine adventive, ou quelques-unes seulement sur les entre-nœuds âgés, mais celles-ci ne tardent pas à se développer, et pendant toute la période rampante qui suit, elles apparaissent d'une manière très précoce (SR, fig. 6, Pl. V).

L'année suivante, le même cycle recommence et la plante progresse ainsi d'année en année. Elle se détruit en général dans le courant de l'année qui suit sa formation.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — Si l'on compare la tige pendant la période rampante à la même tige pendant la période dressée, on peut constater qu'elle présente par rapport à la seconde un bourgeon légèrement dissocié.

Si l'on fait une coupe dans la tige à sa période dressée ou à sa période rampante, on trouve une structure analogue à celle de la tige dressée d'espèces voisines non rampantes, comme les *Veronica spicata*, *Teucrium*, le cylindre central présente une symétrie bilatérale en rapport avec l'insertion des feuilles ; le bois est formé de vaisseaux peu nombreux et de sclérenchyme abondant.

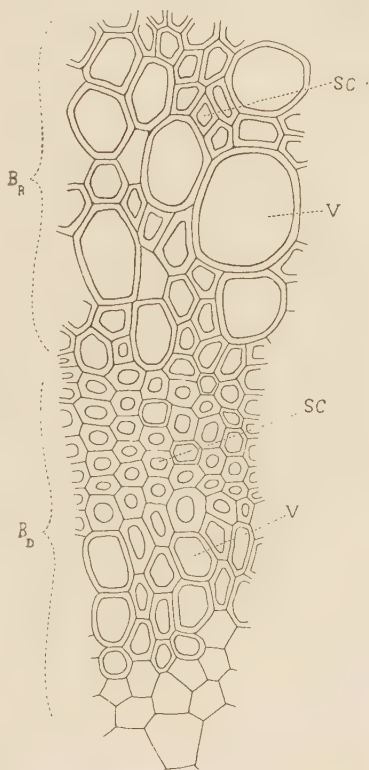


Fig. 1. — *Veronica officinalis*. Bois de la partie dressée d'une tige dont l'extrémité est devenue rampante. — B_D, bois qui s'est formé pendant la période dressée; B_R, bois qui s'est formé pendant la période rampante; V, vaisseau ligneux; SC, sclérenchyme.

Si l'on fait une coupe dans une tige âgée dont l'extrémité est transformée depuis quelque temps en tige rampante, on trouve superposé au bois qui s'est différencié pendant la période dressée un bois formé de vaisseaux larges et de sclérenchyme réduit qui s'est formé pendant la période rampante (fig. 1). On peut expliquer ainsi cette particularité anatomique intéressante. La partie dressée de la tige traverse, comme je l'ai dit plus haut, deux périodes : pendant la première, elle produit des fleurs et des graines comme la tige des autres Véroniques ; pendant la seconde, elle n'est plus qu'un organe conducteur entre la partie enracinée et l'extrémité rampante. Il n'y a rien d'étonnant qu'à ces deux rôles physiologiques différents corresponde la formation de tissus ligneux de constitution différente.

RÉSUMÉ. — Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs ordinaires qui présentent comme caractères adaptatifs :

1° Un bourgeon dissocié.

2° Des racines adventives aux nœuds.

Ces rameaux passent par trois phases :

1° Une phase dressée.

2° Une phase horizontale sans racines ou à racines peu développées.

3° Une phase horizontale à racines précoces bien développées.

Ranunculus repens.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — La rosette centrale se termine en tige florifère, tandis que les bourgeons latéraux se développent en même temps en stolons stériles horizontaux, radicans, à entre-nœuds allongés et à bourgeon terminal fortement dissocié (fig. 1, Pl. VI). Les bourgeons latéraux situés à chaque nœud du stolon, se développent eux-mêmes en rameaux stoloniformes, ou donnent naissance à une nouvelle rosette qui s'enracine et reproduit

l'année suivante le même cycle de végétation. Parfois ces bourgeons commencent à donner un, deux, ou trois entrenœuds courts formant rosette, puis s'allongent ensuite en rameaux stoloniformes.

La rosette centrale ne donne pas toujours une tige immédiatement florifère ; il peut arriver, en effet, que la tige dressée, au lieu de porter à l'aisselle de son premier nœud un bourgeon floral, porte un bourgeon stoloniforme ou un bourgeon à rosette.

Ce premier entre-nœud végétatif peut se coucher et produire des racines adventives ; la tige présente alors, avant de se redresser pour devenir florifère, un entre-nœud rampant.

Entre ces deux positions dressée et rampante on trouve des stades obliques intermédiaires. Le même phénomène peut se répéter sur cette nouvelle tige, et nous arrivons au stade suivant, où la plante présente deux entrenœuds rampants avant de donner une hampe florale, et ainsi de suite. On trouve ainsi des tiges présentant un nombre variable d'entrenœuds végétatifs rampants précédant la floraison. J'en ai trouvé ayant jusqu'à six entrenœuds. Les tiges florifères, qui proviennent de ce redressement plus ou moins tardif du rameau rampant, sont de moins en moins fertiles à mesure que la plante présente davantage de nœuds stériles précédant la floraison du rameau. Celles qui ne sont précédées que d'un seul entre-nœud végétatif, sont fréquemment aussi fécondes que la tige centrale ; mais lorsque la plante présente un nombre assez grand, trois à six nœuds stériles, la tige dressée ne porte que deux ou une fleurs.

Allons plus loin, et supposons que le rameau ne se redresse jamais pour fleurir, et nous aurons un stolon stérile.

Les rameaux stoloniformes, qui se développent aux dépens des bourgeons qui précèdent la tige florifère, se comportent comme celle-ci, c'est-à-dire peuvent fleurir après

un ou plusieurs entre-nœuds rampants, ou rester complètement stériles.

Ces rameaux stoloniformes peuvent être, comme je l'ai dit, remplacés par une rosette de feuilles; cette rosette est en général stérile; mais j'ai trouvé, rarement il est vrai, des cas où la rosette portait quelques feuilles, puis se terminait par une hampe florale. Cette substitution à une tige florifère, d'une rosette à fécondité retardée, est tout à fait analogue à celle que nous rencontrerons chez le Fraisier.

Les bourgeons latéraux de la rosette, au lieu de donner des rameaux rampants complètement stériles, donnent fréquemment des rameaux reproduisant l'un quelconque des stades précédents, depuis la tige immédiatement florifère jusqu'au stolon complètement stérile (fig. 1, Pl. VI).

Il en résulte que le *Ranunculus repens* présente une grande variété dans sa fécondité. Les pieds les plus fertiles possèdent, outre leur tige dressée centrale, deux ou trois bourgeons latéraux développés en tiges florifères identiques, les autres stolons étant à des stades intermédiaires ou complètement stériles. Les pieds les moins féconds, et ils ne sont pas rares, sont complètement stériles, la tige centrale et tous ses bourgeons latéraux s'étant développés en rameaux stériles. Entre ces deux stades extrêmes, on trouve naturellement toutes les transitions.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — La tige dressée présente la morphologie générale de toutes les Renonculées; elle possède des feuilles plus ou moins réduites à l'état de bractées florales. Les rameaux rampants présentent des entre-nœuds de la longueur moyenne de l'entre-nœud de base de la tige dressée; leur épaisseur maximum est aussi à peu près celle de la base de cette tige; ils portent des feuilles qui gardent la forme végétative, des racines adventives qui naissent sur la base des bourgeons latéraux. Les deux premières traversent latéralement la gaine foliaire, elles subsistent seules si le bourgeon latéral se développe en stolon; il s'en forme d'autres si ce bourgeon donne une

rosette. Au point de vue anatomique, les rameaux rampants présentent la structure végétative, c'est-à-dire celle de l'entre-nœud végétatif dressé qui se trouve parfois à la base de certaines tiges florifères (BVD, fig. 1, Pl. VI).

RÉSUMÉ. — En résumé :

1° Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs à floraison indéfiniment retardée, et qui présentent comme caractères adaptatifs :

a. Dissociation accentuée du bourgeon terminal (1).

b. Présence de racines adventives aux nœuds.

2° Entre la tige dressée florifère et la tige rampante stérile, on trouve des rameaux rampants à fécondité atténuée par diminution du nombre des fleurs, et à floraison plus ou moins retardée.

3° Les bourgeons de la rosette possèdent tous la même puissance morphologique, c'est-à-dire peuvent tous donner soit une hampe florale, soit un rameau rampant à floraison retardée, soit un rameau rampant stérile ; il y a cependant une certaine spécificité des bourgeons, le bourgeon central donnant plutôt une tige florifère, les latéraux des stolons stériles ou des rameaux rampants à fertilité retardée.

Les plantes que nous venons d'étudier forment un premier groupe que l'on peut caractériser par le peu d'accentuation des caractères adaptatifs. Les rameaux rampants des plantes appartenant à ce groupe sont en somme des rameaux végétatifs qui, à part la dissociation du bourgeon terminal et la présence de racines adventives aux nœuds, diffèrent assez peu morphologiquement et anatomiquement des rameaux végétatifs ordinaires. Dans les deux groupes

(1) Pour montrer rigoureusement que ce caractère est adaptatif, il serait nécessaire de comparer la tige rampante stérile à la tige dressée stérile. La comparaison est impossible, puisque cette dernière n'existe ni dans le *Ranunculus repens*, ni dans les espèces voisines. J'admets cependant l'existence de ce caractère chez le *Ranunculus repens*, en me fondant sur la généralité complète qu'il présente dans des cas où la comparaison est possible, et sur la ressemblance entière qui existe entre le bourgeon terminal des rameaux rampants de *Ranunculus repens* et les bourgeons dissociés les plus typiques.

qu'il nous reste à étudier, les caractères adaptatifs seront au contraire beaucoup plus accentués.

DEUXIÈME GROUPE

Vinca major.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps se développent les tiges dressées, florifères ou stériles ; ces tiges présentent un bourgeon normal (fig. 9, Pl. V). Au bout d'un certain temps leur extrémité terminale s'infléchit obliquement, puis horizontalement, en même temps que leur bourgeon terminal se dissocie. La tige croît ainsi un certain temps sans présenter de racines adventives (fig. 10, Pl. V), celles-ci apparaissent seulement aux derniers nœuds (fig. 11, Pl. V). Si, pour un motif quelconque, l'extrémité de cette tige vient à s'atrophier, les bourgeons latéraux qu'elle porte se développent pour la remplacer. Sur la partie dressée, les bourgeons se développent en rameaux dressés, qui se transforment plus ou moins rapidement en rameaux rampants, de la même manière que la tige principale. Sur la partie rampante, les bourgeons se développent directement en rameaux horizontaux. Sur la partie enracinée de la tige rampante se développent, l'année suivante, les nouvelles tiges dressées, par redressement de son extrémité terminale et de ses bourgeons latéraux. L'arcade formée au-dessus du sol disparaît dans le cours de l'année qui suit sa formation. Il peut arriver parfois que quelques-uns de ses bourgeons se développent au printemps en rameaux dressés. Il se forme également chez cette plante des chicots ; les tiges dressées, qui naissent aux nœuds radicans, portent en effet à leur base un ou deux entre-nœuds très courts, qui s'enracinent et conservent leur vitalité après que la partie aérienne s'est détruite. Les bourgeons qu'ils portent peuvent alors se développer en nouveaux rameaux dont la base se comporte de même. L'ensemble de ces articles

d'âge différent constitue un chicot, centre radicaux d'où partent chaque année de nouveaux rameaux.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige dressée. — La tige dressée possède un bourgeon normal et des feuilles de grandes dimensions (fig. 9, Pl. V). Elle présente quatre angles rapprochés deux par deux déterminant deux faces convexes et deux faces concaves. Au-dessous de l'épiderme on trouve une écorce dont les angles sont remplis de quelques cellules collenchymateuses ; le cylindre central présente une symétrie bilatérale, les formations secondaires étant plus épaisses sur les faces concaves. Dans le péricycle sont disposés çà et là des paquets de fibres.

Tige rampante. — La tige rampante (fig. 11, Pl. V) présente un bourgeon dissocié, des feuilles de petites dimensions presque réduites à des écailles et de forme ovulaire. Les racines adventives qu'elle porte se développent à chaque nœud au-dessous de l'insertion de la feuille, elles sortent latéralement vers le haut et vers le bas. Les racines de la face supérieure restent en général rudimentaires. Le diamètre de la tige rampante est enfin plus grand que celui de la tige dressée.

Au point de vue anatomique, l'écorce est relativement plus épaisse pour deux raisons : le diamètre relatif des cellules est plus considérable et le nombre d'assises plus grand. Les angles disparaissent presque complètement ainsi que le collenchyme qu'ils renferment. Les cellules de l'écorce renferment peu de chlorophylle. Les fibres péricycliques sont moins nombreuses et moins épaisses.

En un mot, la partie rampante présente vis-à-vis de la partie dressée des différences de *rhizome*.

RÉSUMÉ. — On peut résumer ainsi cette étude :

1° Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs dont l'extrémité se transforme en *rhizome*.

2° L'évolution d'un rameau destiné à devenir rampant comprend trois phases :

a. Une phase dressée.

b. Une phase horizontale sans racines adventives.

c. Une phase horizontale avec racines adventives.

Les deux dernières phases sont accompagnées de la dissociation du bourgeon terminal.

3° Les bourgeons situés sur les rameaux dressés se développent toujours en rameaux dressés ou obliques ; ceux qui sont situés sur les rameaux rampants, se développent en rameaux rampants si le rameau qui les porte est au début d'une période rampante, et en rameaux dressés si ce rameau est au début d'une période dressée.

Vinca minor.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — A la reprise de la végétation se développent des rameaux dressés florifères ou stériles. Leur bourgeon terminal est un bourgeon normal. Au bout d'un certain temps il peut se produire deux faits différents : ou la croissance terminale s'arrête brusquement, il se forme encore deux entre-nœuds très courts et la tige se termine par une rosette de quatre feuilles ; ou la tige continue à s'allonger et prend une position oblique, puis horizontale, en même temps que son bourgeon terminal se dissocie. La tige continue à se développer dans cette position horizontale sans porter au début de racines adventives ; celles-ci se développent seulement aux derniers nœuds.

Les tiges dressées, qui se forment au printemps, proviennent soit du redressement du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux de la partie enracinée, soit du développement des bourgeons situés au milieu des rosettes précédentes, soit du développement des bourgeons situés sur les chicots qui se forment à la base des tiges de la même manière que dans le *Vinca major*.

Durant le cours de la végétation la tige emmagasine dans ses cellules des réserves considérables d'amidon ; c'est là

une première différence avec le *Vinca major*. Une deuxième différence réside dans ce fait, que les arcades de *Vinca minor* étant très peu élevées, la tige tout entière se trouve enfouie pendant l'automne sous l'humus; il se développe par suite des racines adventives même aux nœuds qui n'en portent pas d'ordinaire; la chlorophylle qu'elle renferme disparaît, et toute la tige se transforme en une sorte de rhizome qui dure plusieurs années. On trouve ainsi des tiges de quatre ou cinq années consécutives réunies les unes aux autres, l'ensemble ayant une longueur qui peut atteindre 2 mètres.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige dressée. — Les rameaux dressés ont un bourgeon terminal normal; ils portent des feuilles de grandes dimensions; au point de vue anatomique, leur constitution est la même que celle de *Vinca major*, avec cette différence que les cellules de l'écorce sont remplies de grains d'amidon.

Tige rampante. — Les rameaux rampants présentent un bourgeon dissocié; l'extrémité terminale porte des racines adventives, et des feuilles réduites à de simples écailles. Les entre-nœuds diminuent progressivement, à partir du nœud qui porte des racines; leur couleur est moins verte et leur épaisseur plus grande. Les racines adventives se développent sur la face inférieure de la tige, latéralement, en traversant la base de la feuille. Au point de vue anatomique, on trouve avec la tige dressée les mêmes différences que dans le *Vinca major*, avec cette différence supplémentaire que l'épiderme se subérifie de bonne heure et se cloisonne transversalement dans la tige rampante.

Rubus cæsius.

La biologie de cette plante est bien connue. Je voudrais insister cependant sur quelques points particuliers. Au début toutes les tiges stériles sont dressées, elles ressemblent alors tout à fait aux tiges florales qui commencent

à se développer sur les rameaux de l'année précédente ; leur bourgeon terminal est un bourgeon normal nullement dissocié. Puis la tige passe lentement par une série de positions obliques, et prend peu à peu la position horizontale en même temps que son bourgeon terminal se dissocie de plus en plus. Elle retombe alors vers le sol où elle enracine son extrémité qui se tuberculise et porte seule des racines adventives.

Si l'extrémité terminale vient à être rompue ou à s'atrophier pendant la période où elle est rampante, les bourgeons latéraux se développent pour la remplacer, ceux qui sont situés sur la partie rampante se développent horizontalement, ceux qui sont situés sur la partie dressée passent auparavant par un stade dressé ou oblique analogue à ceux que traverse la tige principale.

Il est à remarquer que ces mêmes bourgeons, s'ils se développaient au printemps suivant, donneraient des rameaux florifères.

Hieracium Pilosella.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps le bourgeon central de la rosette se développe en tige florifère, les bourgeons latéraux en tiges stériles. Ces derniers rameaux se développent, soit horizontalement, soit en faisant un angle assez faible, de 20° au plus, avec l'horizon ; à ce stade les nœuds de la tige rampante ne portent pas de racines adventives ; celles-ci apparaissent plus tard, quand le stolon a atteint sa dimension définitive ; elles se montrent alors à tous les nœuds, mais manquent en général aux premiers, tandis qu'elles sont très abondantes aux derniers. L'extrémité terminale du stolon se redresse et s'épanouit en rosette. Cette rosette émet à sa base de nombreuses racines adventives, s'enracine, et l'année suivante se comporte comme il a été dit. Souvent le dernier et l'avant-dernier entre-nœuds du stolon sont plus courts, plus épais, for-

mant transition vers les entre-nœuds de la rosette. Certains stolons peuvent même être réduits à ces entre-nœuds courts. Il peut arriver enfin que certains bourgeons de la rosette se développent directement en rosettes qui restent alors rattachées par de courts entre-nœuds à la base de la rosette-mère, l'ensemble formant un petit chicot.

Les bourgeons latéraux du stolon se comportent comme ceux de la rosette, ils peuvent émettre soit un rameau stoloniforme allongé se terminant en rosette, soit un ou deux entre-nœuds courts terminés par une rosette, soit directement une rosette. Nous avons rencontré des faits tout à fait semblables dans l'*Ajuga reptans*.

La tige florifère centrale porte immédiatement le capitule floral sans présenter auparavant aucun nœud végétatif. J'ai trouvé des pieds chez lesquels, avant de se terminer ainsi, elle portait une ou deux feuilles, d'autres où elle présentait d'abord une partie couchée végétative, puis se redressait ensuite à l'extrémité pour former la hampe florale, et enfin, mais très rarement, des pieds où le bourgeon central de la rosette se prolongeait horizontalement en stolon stérile. Il y a ainsi toutes les transitions entre la tige florifère normale et le stolon stérile, et ce stolon n'est autre chose qu'un rameau qui conserve indéfiniment les caractères végétatifs.

Les bourgeons latéraux peuvent se comporter absolument de la même manière que la tige florifère centrale, c'est-à-dire donner soit une tige florifère, soit un rameau identique à toute la série des transitions qui viennent d'être énumérées (fig. 6, Pl. VI).

Dans les lieux bien éclairés, les rosettes issues des stolons du printemps fleurissent la même année, ce qui n'arrive pas dans les lieux ombragés. Il n'est pas rare non plus dans le premier cas que les rosettes mères possèdent, outre la hampe florifère centrale, une ou deux hampes latérales; dans le second, au contraire, la hampe florifère avorte souvent au sein de la rosette terminale ou ne se développe pas. La rosette dans ce dernier cas passe l'année

à produire de nouvelles feuilles et des entre-nœuds courts dont l'ensemble forme un court rhizome.

Les stolons se détruisent, en général, vers la fin de l'année de leur formation ou dans le commencement de l'année suivante.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige florifère. — La tige florifère, terminale ou latérale, présente les caractères suivants : au point de vue morphologique elle peut être caractérisée par ce fait qu'elle supporte directement le capitule sans présenter d'entre-nœuds végétatifs. Au point de vue anatomique, l'écorce est peu développée, et les faisceaux libéro-ligneux, coiffés d'une calotte de sclérenchyme, sont isolés par une gaine scléreuse qui va jusqu'à l'endoderme. Il en résulte que les formations secondaires, d'ailleurs peu épaisses, ne se produisent que vis-à-vis des faisceaux.

Tige rampante. — La tige rampante présente des entre-nœuds peu allongés, les feuilles par une torsion de leur base sont tournées vers le haut, les racines adventives, dont les premiers nœuds sont ordinairement dépourvus, apparaissent aux nœuds suivants, au-dessus de l'insertion de la feuille. Le bourgeon terminal, comparé à celui d'*Hieracium umbellatum*, est légèrement dissocié (1). Aux entre-nœuds qui précèdent la rosette, les racines sont beaucoup plus abondantes et se développent en tous les points de l'entre-nœud.

La structure du stolon jeune diffère de celle de la tige florale en ce que l'écorce y est relativement plus épaisse. De plus, les faisceaux libéro-ligneux sont dépourvus de leur calotte de sclérenchyme, ils sont encore englobés dans un anneau scléreux, mais cet anneau respecte l'assise péricyclique ; cette assise devient plus tard génératrice, et dans

(1) La tige dressée d'*Hieracium umbellatum* présente, avant de fleurir, une période végétative assez longue. C'est à ce stade que je la prends pour faire la comparaison. La même remarque s'applique aux *Potentilla argentea*, *Trifolium pratense*, qui servent plus loin de termes de comparaison.

le stolon âgé les formations secondaires ont une grande épaisseur, mais la lignification est irrégulière et ne se fait que vis-à-vis des faisceaux primaires ; dans l'intervalle le bois reste à l'état de parenchyme non lignifié.

Comparons les différentes parties d'*Hieracium Pilosella* à celles d'un *Hieracium* à tige dressée comme l'*Hieracium umbellatum*. La partie supérieure de la hampe florale d'*Hieracium umbellatum* présente les mêmes caractères de structure que la tige florale d'*Hieracium Pilosella* ; la partie végétative de la base présente les mêmes caractères que le stolon avec les différences suivantes :

1° Les faisceaux sont coiffés de sclérenchyme comme dans la hampe florale.

2° Le bois secondaire est lignifié dans l'intervalle des faisceaux. En un mot, le stolon d'*Hieracium Pilosella* présente par rapport à la tige dressée végétative d'*Hieracium umbellatum* des différences de *rhizome*.

Nous devons donc considérer les stolons d'*Hieracium Pilosella* comme des tiges végétatives transformées en rhizomes. Cette transformation est d'ailleurs plus accusée pour les entre-nœuds qui précèdent la rosette, qui possèdent un nombre beaucoup plus grand de racines adventives, et souvent une écorce plus épaisse que les premiers entre-nœuds.

RÉSUMÉ. — Nous pouvons résumer ainsi les principaux résultats de cette étude :

1° Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs à bourgeon légèrement dissocié qui présentent les caractères adaptatifs d'un *rhizome*.

2° L'évolution d'un rameau rampant comprend trois stades :

a. Un stade oblique.

b. Un stade horizontal sans racines adventives.

c. Un stade horizontal avec racines adventives.

Beaucoup de rameaux débutent au deuxième stade.

3° Les bourgeons latéraux et le bourgeon central de la

rosette sont équivalents morphologiquement, c'est-à-dire peuvent donner soit une rosette stérile, soit une tige florale, soit un stolon ; mais il y a une spécificité assez accentuée de ces différents bourgeons, le bourgeon central donnant normalement une hampe florale, les bourgeons latéraux donnant des stolons stériles.

Potentilla Fragariastrum

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — La rosette de feuilles que l'on rencontre au printemps possède une croissance indéfinie ; ses bourgeons latéraux se développent, les uns en rameaux florifères, les autres en rameaux rampants.

Les premiers sont, en général, situés aux nœuds supérieurs de la rosette, les seconds aux nœuds inférieurs. Ces derniers portent à leurs deux ou trois premiers nœuds des tiges florifères identiques à celles de la rosette, et aux nœuds suivants des bourgeons. Entre la rosette et le stolon on trouve toutes les transitions.

Il arrive, par exemple, que le stolon de l'année précédente donne une rosette possédant un petit nombre de feuilles et d'axes florifères, et continue ensuite à se développer en stolon.

Il peut même arriver que le stade rosette disparaisse, et que le stolon de l'année précédente continue sa croissance directement, en donnant des tiges florifères à ses deux ou trois premiers nœuds.

Le stolon ne porte pas au début de racines adventives ; celles-ci se développent plus tard aux nœuds. Il continue sa croissance pendant un certain temps et son extrémité se développe en général en rosette qui, l'année suivante, se comporte comme il a été dit.

Les bourgeons latéraux du stolon se développent rarement ; quand ils le font ils peuvent donner soit une rosette, soit un stolon dont l'extrémité donnera une rosette. A l'automne, tous les stolons s'enfouissent sous l'humus,

prennent une coloration brune et présentent une surface déchiquetée ; les racines adventives se développent aux nœuds et en des points variables de la tige, les nœuds où elles sont bien développées se renflent et se gonflent de réserves d'amidon ; ces renflements sont parfois tellement accentués qu'il se forme tout le long du rameau rampant un chapelet de tubercules.

Parfois quelques-uns des bourgeons latéraux de la rosette ne se développent ni en stolons, ni en tiges florifères, mais en rosettes qui restent rattachées à la rosette-mère ou à sa base non détruite. Il se forme ainsi des sortes de chicots.

La durée des rosettes-mères est variable ; certaines se détruisent à la fin de l'année de leur floraison, d'autres peuvent durer plusieurs années. Elles se comportent alors chaque année au printemps comme il a été dit.

Le stolon se détruit en général à sa base l'année même de sa formation ; mais il en reste toujours une grande partie qui se conserve pendant l'année suivante.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige florifère. — La tige florifère est mince et porte 2 ou 3 fleurs ; ses feuilles sont réduites à l'état de bractées florales.

Au point de vue anatomique, elle présente une écorce assez épaisse formée de 7 à 8 assises de cellules. Les faisceaux libéro-ligneux coiffés d'une calotte de sclérenchyme sont isolés par une gaine fibreuse qui s'étend jusqu'à l'endoderme ; les cellules de l'écorce renferment de la chlorophylle et sont dépourvues d'amidon (fig. 2).

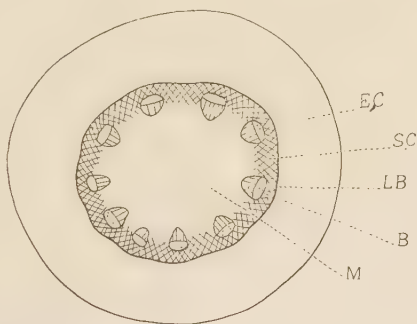


Fig. 2. — *Potentilla Fragariastrum*. Coupe transversale schématique d'une tige florifère. — EC, écorce ; SC, sclérenchyme ; LB, liber ; B, bois ; M, moelle.

Tige rampante. — La tige rampante est beaucoup plus

épaisse, elle porte des feuilles bien développées et présente par rapport à la tige dressée de *Potentilla argentea* un bourgeon légèrement dissocié.

L'écorce comprend 8 à 10 assises de cellules; l'endoderme est subérisé et, repoussé par le développement des formations secondaires, présente de nombreuses divisions radiales. Le bois et le liber forment un anneau continu autour de la tige. Il n'y a pas de fibres péricycliques. Le liège apparaît de bonne heure, il se forme aux dépens du péri-cycle et se développe d'une manière plus précoce sur la face supérieure plus éclairée; toutes les cellules de l'écorce

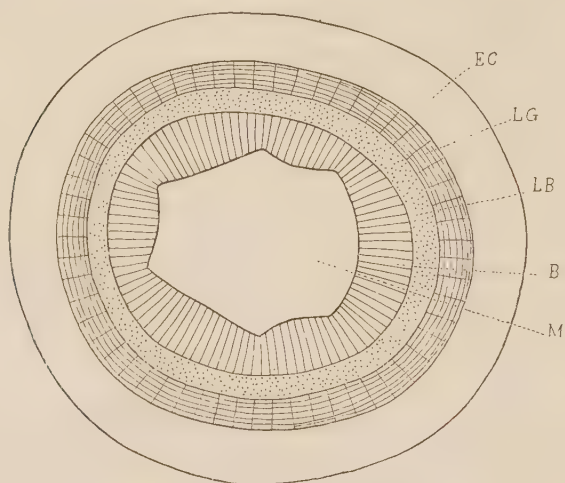


Fig. 3. — *Potentilla Fragariastrum*. Coupe transversale schématique d'une tige rampante. — EC, écorce; LG, liège; LB, liber; B, bois; M, moelle.

et du cylindre central sont bourrées de grains d'amidon et presque dépourvues de chlorophylle (fig. 3).

La structure de la rosette ressemble tout à fait à celle de la tige rampante.

Comparons la structure des différentes parties de cette plante, à celle des parties correspondantes d'une potentille à tige dressée, le *Potentilla argentea* par exemple.

Cette plante présente à la base une rosette de feuilles

munie de racines adventives, puis la tige porte un certain nombre de nœuds à feuilles bien développées, et se termine à la partie supérieure par une hampe florale, en cyme, dont les nœuds portent des feuilles plus ou moins réduites en bractées. La tige s'amincit à mesure que l'on se rapproche du sommet.

Au point de vue anatomique il y a à distinguer trois parties :

1° La rosette de base (fig. 3, Pl. VI).

2° La partie moyenne de la tige (fig. 3, Pl. VI).

3° La partie supérieure de la tige (fig. 2, Pl. VI).

La base présente la structure suivante : l'écorce est dépourvue de collenchyme, le péricycle dépourvu de fibres est de bonne heure générateur de liège ; les formations secondaires libéro-ligneuses font tout le tour de la tige, elles sont épaisses, mais une grande partie du bois reste non lignifiée.

La partie moyenne présente les caractères suivants :

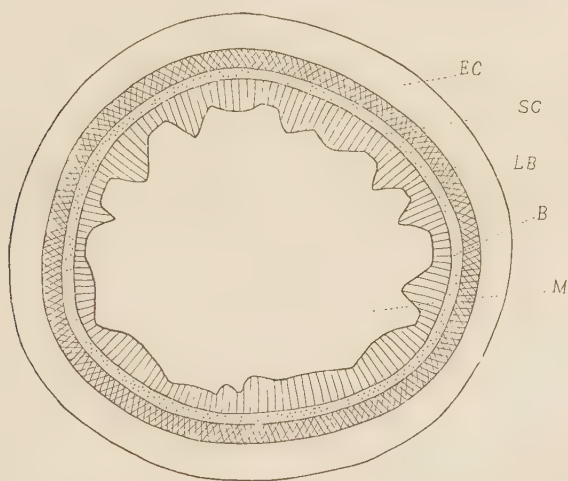


Fig. 4. — *Potentilla argentea*. Coupe transversale schématique de la partie moyenne de la tige. — EC, écorce ; SC, sclérenchyme ; LB, liber ; B, bois ; M, moelle.

l'écorce présente 2 ou 3 assises collenchymateuses, le péricycle est lignifié et forme un anneau fibreux continu

autour de la tige. Le liber et le bois forment deux anneaux continus ; le bois est complètement lignifié, le liège ne se forme pas (fig. 4).

La partie supérieure de la tige présente déjà, plusieurs entre-nœuds avant la fleur, la structure suivante :

L'écorce présente 1 ou 2 assises collenchymateuses et un nombre moindre d'assises de cellules que dans la partie moyenne ; l'anneau de sclérenchyme péricyclique est très développé, les faisceaux libéro-ligneux sont englobés dans une gaine scléreuse qui va jusqu'à l'endoderme (fig. 5).

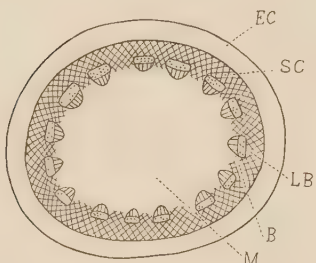


Fig. 5. — *Potentilla argentea*.
Coupe transversale schématisée
de la partie supérieure de la
tige. — EC, écorce ; SC, sclé-
renchyme ; LB, liber ; B, bois ;
M, moelle.

La base de la tige présente, par rapport à la partie moyenne, des caractères de rhizome.

Si nous comparons les différentes parties des deux potentilles, nous voyons que les deux rosettes se correspondent, les rameaux florifères de *Potentilla Fragariastrum* correspondent à la partie supérieure florifère de la tige de *Potentilla argentea*, enfin les stolons correspondent à la partie moyenne, mais ils présentent vis-à-vis de cette partie des différences de rhizome.

RÉSUMÉ.—Nous pouvons résumer ainsi l'étude précédente :

1° Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs, à bourgeon légèrement dissocié, adaptés en rhizome.

2° L'évolution d'un rameau comprend deux stades :

a. Un stade horizontal sans racines ;

b. Un stade horizontal avec racines.

3° Il y a toutes les transitions entre la forme rosette et la forme stolon.

Lysimachia Nummularia.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Au printemps les rameaux rampants, ainsi que les bourgeons qu'ils portent, se développent en rameaux dressés. Ces rameaux portent des feuilles opposées, disposées normalement sur la tige, aucune torsion des pétioles ne tend à les ramener dans un même plan. Leur bourgeon terminal n'est nullement dissocié. La tige conserve cette position pendant un temps variable, mais qui va rarement jusqu'à la floraison; elle prend ensuite une position oblique, qui s'accroît peu à peu, et se couche complètement sur le sol; les pétioles des feuilles se tordent et tournent leur limbe vers le haut. Au début cette tige horizontale ne présente pas de racines adventives, mais bientôt celles-ci apparaissent, et pendant la période rampante qui suit, elles sont très précoces, et se développent dès le deuxième nœud. De nombreux rameaux, au lieu de passer par le stade dressé, débutent directement à un stade oblique.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — La tige dressée et la tige rampante présentent dans leur morphologie peu de différences; la tige rampante présente un bourgeon dissocié, les racines adventives qu'elle porte se développent aux nœuds sur la face inférieure de la tige. Cette tige présente quatre angles, qui déterminent deux grandes faces convexes et deux petites faces concaves, symétrie en rapport avec la disposition des feuilles. Si c'est une face convexe qui regarde le sol, les racines sortent en traversant symétriquement la base d'une seule feuille; si c'est une face concave, elles naissent en traversant la base des deux feuilles insérées au nœud.

Au point de vue anatomique la structure est la même de part et d'autre; elle est caractérisée par une écorce considérable, dont les cellules sont bourrées d'amidon, entourant un cylindre central extrêmement réduit; par ces deux caractères la tige de *Lysimachia Nummularia* se rapproche

des *rhizomes*, car on ne les rencontre pas chez les *Lysimachia* à tige dressée comme le *Lysimachia vulgaris*. Si la

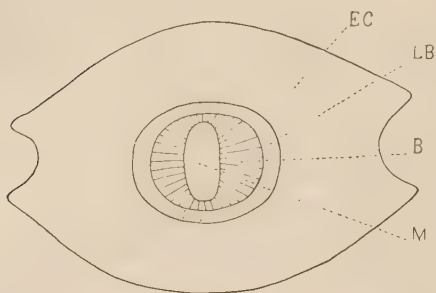


Fig. 6. — *Lysimachia Nummularia*. Coupe transversale schématique de la tige. — EC, écorce; LB, liber; B, bois; M, moelle.

tige dans sa période dressée ne présente pas de caractères anatomiques différents de la tige dans sa période rampante, il faut sans doute attribuer ce fait au peu d'accentuation du stade dressé.

RÉSUMÉ. — En résumé :

1° La tige rampante n'est autre chose qu'un rameau à bourgeon dissocié et présentant les caractères d'un *rhizome*.

2° L'évolution la plus complète d'un rameau rampant comprend trois phases :

- a. Une phase dressée.
- b. Une phase horizontale sans racines adventives.
- c. Une phase horizontale avec racines adventives.

Par suite d'une abréviation de développement, de nombreux rameaux débutent à un stade oblique.

Trifolium repens.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — Chez cette plante le premier et le deuxième stade disparaissent complètement, la plante reste constamment au troisième, c'est-à-dire que ses rameaux rampent indéfiniment à la surface du sol, en portant à leur face inférieure des racines adventives. Chaque année le rameau rampant développe de nouveaux entrenœuds, et émet latéralement des rameaux rampants et des tiges terminées par un capitule de fleurs.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — La tige florifère ne

porte aucune feuille et se termine directement par le capitule floral.

Elle possède une écorce peu épaisse formée de 4 assises de cellules et renfermant de nombreux grains de chlorophylle ; les faisceaux du cylindre central sont coiffés de sclérenchyme et isolés par une gaine scléreuse.

La tige rampante présente des feuilles disposées d'une manière distique sur les deux faces latérales de la tige. Le bourgeon terminal comparé à celui de *Trifolium pratense* est légèrement dissocié. Il naît à chaque nœud une racine adventive qui se développe latéralement vers le bas en perçant la gaine de la feuille ; parfois, il commence à s'en développer une autre symétriquement sur la face supérieure, mais cette racine avorte toujours.

L'écorce, assez épaisse, comprend 7 à 9 assises de cellules ; le cylindre central possède un certain nombre de faisceaux disposés régulièrement autour de la tige ; ces faisceaux sont coiffés de sclérenchyme. Les formations

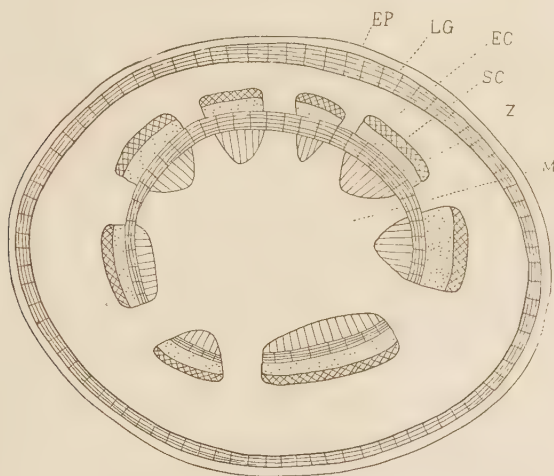


Fig. 7. — *Trifolium repens*. Coupe transversale schématique de la tige rampante. EP, épiderme ; LG, liège ; SC, sclérenchyme ; Z, assise génératrice.

secondaires font le tour de la tige, le liège sous-épidermique se développe de bonne heure.

Cette plante est intéressante en ce qu'elle présente deux faces bien accusées. La face supérieure, dépourvue de racines, possède un liège plus précoce et plus développé, des formations libéro-ligneuses plus épaisses, une chlorophylle plus

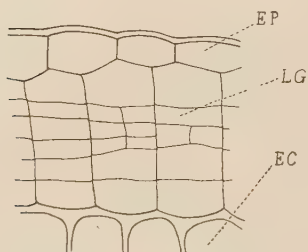


Fig. 8. — *Trifolium repens*. Développement du liège à la face supérieure de la tige rampante. — EP, épiderme; LG, liège; EC, écorce.

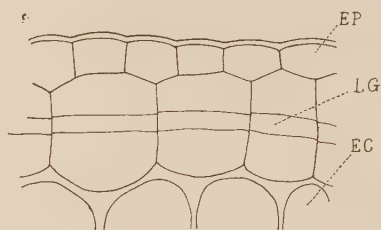


Fig. 9. — *Trifolium repens*. Développement du liège à la face inférieure de la tige rampante. — EP, épiderme; LG, liège; EC, écorce.

abondante, que la face inférieure. Ces caractères doivent être attribués à l'éclairement plus considérable de cette face (1).

Si l'on compare la tige florifère et la tige rampante de *Trifolium repens* aux différentes parties de la tige d'un trèfle dressé, le *Trifolium pratense* par exemple, on reconnaît immédiatement que, morphologiquement et anatomiquement, la tige florifère de *Trifolium repens* correspond à la partie supérieure florifère de *Trifolium pratense*, la tige rampante correspond à la base végétative de cette tige avec laquelle elle présente les différences suivantes :

1° L'écorce de la tige rampante est beaucoup plus développée.

2° Elle est, ainsi que la moelle, bourrée d'amidon.

3° La sclérification du bois y est moins grande.

Ce sont là les caractères qui différencient les *rhizomes*.

En résumé, la tige rampante de *Trifolium repens* est une

(1) Ces caractères se voient nettement sur les tiges rampantes que leurs racines adventives bien développées maintiennent fortement appliquées contre le sol.

tige végétative adaptée en *rhizome*, qui reste constamment au stade horizontal à racines adventives.

Convolvulus sepium.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — A la reprise de la végétation se développent des rameaux grimpants; ces rameaux présentent à la base un nombre assez grand de nœuds végétatifs, et à la partie supérieure des nœuds florifères, entre lesquels se trouvent souvent intercalés des nœuds à bourgeons. La longueur des entre-nœuds diminue à mesure que l'on se rapproche du sommet. Outre la torsion générale autour du support, ils présentent une torsion sur eux-mêmes très accentuée.

Les rameaux rampants stériles apparaissent plus tard, leur bourgeon est dissocié comme celui de la tige grimpante. Ils se développent, soit d'abord obliquement, puis horizontalement, soit directement horizontalement; ils proviennent des bourgeons inférieurs de la tige, ils ne sont pas volubiles, ne présentent aucune torsion sur eux-mêmes et ne s'enroulent pas si on leur présente un support (fig. 12, Pl. V); la longueur de leurs entre-nœuds est celle des entre-nœuds inférieurs végétatifs de la tige grimpante.

J'ai trouvé cependant dans la nature des rameaux rampants qui, après être restés couchés sur un espace d'un mètre, étaient devenus grimpants à leur extrémité. J'ai également rencontré, mais assez rarement, des rameaux qui, après avoir grimpé dans l'intervalle de quatre ou cinq entre-nœuds jusqu'à 50 centimètres environ au-dessus du sol, étaient retombés en devenant rampants.

Ces faits montrent qu'entre les rameaux grimpants et les rameaux rampants il n'y a pas de différence fondamentale.

J'ai trouvé d'ailleurs, entre ces deux sortes de rameaux, toutes les transitions, sous forme de rameaux rampants présentant un nombre variable (5, 4, 3, 2, 1), de nœuds

florifères, et dont les entre-nœuds correspondants possédaient une légère torsion sur eux-mêmes comme les rameaux grimpants.

Au début les rameaux rampants ne présentent pas de racines adventives (fig. 12, Pl. V); celles-ci apparaissent aux derniers nœuds (fig. 13, Pl. V); puis l'extrémité de la tige pénètre dans le sol et devient un rhizome.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — Les rameaux dressés présentent à leur base plusieurs entre-nœuds végétatifs non tordus, puis viennent des entre-nœuds tordus, d'abord stériles, puis florifères; la longueur des entre-nœuds ainsi que leur épaisseur diminue à mesure que l'on se rapproche du sommet. Les feuilles sont bien développées de la base au sommet.

Les rameaux rampants présentent dans leur partie antérieure des feuilles semblables à celles de la tige dressée (fig. 12, Pl. V); plus loin les feuilles se réduisent, de plus en plus, à de simples écailles (fig. 13, Pl. V). En même temps la tige s'épaissit progressivement, et prend la couleur blanche des rhizomes; les racines adventives se développent déjà à des nœuds pourvus de feuilles bien développées, mais à ces nœuds elles restent rudimentaires, elles naissent au nombre de deux, symétriquement et latéralement, en traversant la base de la feuille.

Au point de vue anatomique, la partie sans racines de la tige rampante présente la même structure que la base végétative de la tige; la partie aérienne épaissie de l'extrémité radicante présente avec une partie de même âge d'une tige rampante sans racines les différences suivantes: l'écorce dans l'extrémité épaissie est relativement plus épaisse, formée de cellules plus nombreuses et plus grandes bourrées de grains d'amidon, l'épiderme est subérifié et cloisonné transversalement, le bois est moins différencié et moins sclérifié (fig. 10 et 11). Ce sont là les mêmes différences de *rhizome* qui ont été signalées par M. Costantin entre la tige aérienne et la tige souterraine de cette même plante.

Les bourgeons situés sur la tige rampante se développent quelquefois en rameaux grimpants, mais dans la grande généralité des cas en rameaux rampants. Si ces bourgeons appartiennent à la partie antérieure sans racines de la tige, ils donnent en général des rameaux assez allongés dont la base présente des feuilles bien développées, et des nœuds dépourvus de racines, comme dans le rameau principal ; si ces bourgeons appartiennent à la partie postérieure radicante, ils donnent

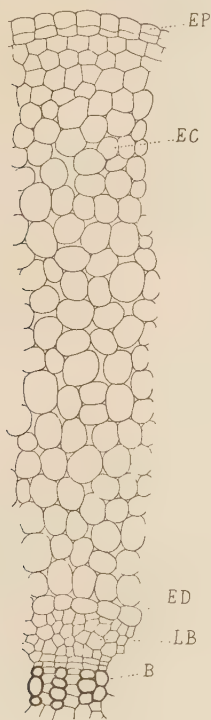


Fig. 10. — *Convolvulus sepium*. Coupe transversale de l'extrémité épaissie radicante. — EP, épiderme ; EC, écorce ; ED, endoderme ; LB, liber ; B, bois.



Fig. 11. — *Convolvulus sepium*. Coupe transversale de la tige rampante au début de son développement (stade horizontal sans racines). — EP, épiderme ; EC, écorce ; ED, endoderme ; LB, liber ; B, bois.

en général des rameaux pourvus immédiatement de racines adventives, et se transformant rapidement en rhizomes.

RÉSUMÉ. — Nous pouvons résumer ainsi cette étude :

1° Les rameaux rampants peuvent être considérés comme des rameaux grimpants adaptés secondairement à la reptation (1), ces rameaux gardent les caractères végé-

(1) J'ai rencontré sur le *Lonicera Periclymenum* qui possède également

talifs de la base de la tige et se transforment à leur extrémité en *rhizomes*.

2° L'évolution la plus complète d'un rameau destiné à devenir rampant, comprend trois stades :

- a. Un stade dressé grimpant.
- b. Un stade horizontal sans racines.
- c. Un stade horizontal avec racines.

Les plantes précédentes forment un second groupe que l'on peut caractériser par ce fait que les plantes qu'il renferme ont des rameaux rampants transformés en *rhizomes* au moins à leur extrémité.

TROISIÈME GROUPE

Glechoma hederacea.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — A la reprise de la végétation se développent les tiges dressées florifères (fig. 4, Pl. VI) ; elles proviennent soit du redressement des stolons de l'année précédente, soit du développement de leurs bourgeons latéraux. Chaque stolon en se redressant donne un seul rameau florifère, mais il n'en est pas de même de ses bourgeons latéraux. A l'aisselle de chaque feuille du stolon se trouve en effet un bourgeon double ; le deuxième bourgeon est situé entre le bourgeon principal et la feuille et provient de sa ramification précoce ; ces deux bourgeons peuvent dans certains cas se développer, de sorte que l'on a deux tiges florifères à l'aisselle d'une même feuille ; mais la plupart du temps le bourgeon principal se développe seul en rameau dressé. Enfin le long d'un même stolon il peut arriver qu'à certains nœuds aucun bourgeon ne se développe.

La tige florifère présente à sa base quelques nœuds, deux ou trois en général, portant des bourgeons, puis

des rameaux rampants, des stades de transition me conduisant à la même conclusion.

viennent les nœuds floraux entre lesquels peuvent s'intercaler des nœuds à bourgeons, et à la partie supérieure de nouveaux nœuds à bourgeons.

Cette plante présente un grand polymorphisme dans sa fécondité; le nombre des nœuds fertiles est en général de cinq à six, mais il peut varier de zéro à dix.

J'ai rencontré, vivant à côté l'un de l'autre, à quelques centimètres de distance, dans des conditions de milieu identiques, des pieds de fécondité très différente, les uns ayant jusqu'à huit et neuf nœuds florifères, les autres n'en possédant qu'un ou deux, ou même absolument stériles.

Il n'est pas rare non plus de rencontrer des rameaux ayant seulement deux ou trois nœuds fertiles, à fleurs complètement avortées.

Chez certains pieds la fécondité peut être également atténuée par la diminution du nombre des fleurs situées à l'aisselle d'une feuille; le nombre de ces fleurs est en général de trois à six, dans les cas les plus favorables, il peut atteindre huit ou neuf, mais fréquemment il peut descendre à une ou deux.

Hermann Müller (1) a signalé chez le *Glechoma hederacea* la présence de deux sortes de pieds: les uns ont des fleurs normales, les autres ont des fleurs à corolle petite et à étamines avortées. J'ai trouvé dans chaque sorte de pieds, prise individuellement, les variations dans la fécondité, que je viens de signaler plus haut d'une manière générale.

Les différents pieds issus d'un même stolon possèdent en général une fécondité à peu près égale, et une seule espèce de fleurs. Quand la plante continue à se propager au même endroit, les tiges florifères de l'année suivante conservent sensiblement les mêmes caractères de fécondité que les pieds qui leur ont donné naissance, de sorte que les différences de fécondité constatées entre deux individus voi-

(1) Hermann Müller, *Befruchtung der Blumen*, 1873.

sins, de souche différente, se maintiennent d'une année à l'autre.

Les rameaux rampants n'apparaissent que longtemps après les tiges dressées, vers le milieu ou la fin de la floraison. Ils proviennent du développement des bourgeons situés tout à fait à la base des tiges dressées, ou de ceux des bourgeons situés sur le stolon de l'année précédente, qui ne se sont pas développés, à la reprise de la végétation, en tiges florifères (fig. 4, Pl. VI). La nature du rameau émis par tous ces bourgeons dépend donc exclusivement de l'époque à laquelle ils se développent.

Tous les stolons n'ont pas cette origine; ils peuvent encore, mais plus rarement, provenir de la transformation après floraison de la tige dressée et de ses ramifications en tiges rampantes. Cette transformation se fait en passant par une série de positions obliques accompagnées de dissociation progressive du bourgeon terminal; si ce bourgeon renferme des fleurs, elles avortent en général. Les premiers nœuds de la tige devenue horizontale sont dépourvus de racines adventives, ou pourvus de racines avortées, et présentent des caractères intermédiaires entre la tige florifère et le stolon. Les caractères de ce dernier s'accroissent à mesure que l'on passe d'un entre-nœud au suivant, et bientôt la tige présente tous les caractères du stolon. Son extrémité retombe peu à peu sur le sol, s'enracine et continue à se développer comme une tige rampante ordinaire.

Cette transformation de la tige florifère en tige rampante s'accomplit surtout, et d'une manière plus précocce, chez les individus possédant des nœuds florifères peu nombreux.

Dans la nature on la rencontre principalement dans les endroits ombragés où elle peut donner naissance à des aspects assez curieux. J'ai rencontré par exemple à plusieurs reprises, des pieds de *Lierre terrestre* qui s'étaient développés sous un arbuste, et chez lesquels l'extrémité de la tige dressée, après s'être transformée en tige rampante,

était retombée sur le sol, en restant soutenue par une des branches de l'arbuste à une hauteur qui pouvait atteindre parfois 50 centimètres. Les deux ou trois entre-nœuds de l'extrémité terminale avaient seuls atteint le sol et s'étaient enracinés.

Pendant l'hiver la partie florifère de la tige se détruisit et il ne resta plus que la partie rampante soutenue presque en totalité au-dessus du sol. Au printemps, à l'aisselle de tous les nœuds se développèrent des rameaux dressés florifères, qui se trouvaient ainsi suspendus au-dessus du sol et nourris par les racines de la partie antérieure du stolon. Le parcours de la sève se faisait en sens inverse du sens primitif.

Quelle que soit leur origine, les stolons continuent à se développer pendant l'été et l'automne en se ramifiant fréquemment par développement des bourgeons situés à l'aisselle de leurs feuilles. Ces bourgeons se développent en rameaux immédiatement rampants.

Quant aux bourgeons situés sur la tige dressée, soit dans l'intervalle des nœuds florifères, soit à la base immédiatement au-dessous des nœuds florifères, soit sur la partie supérieure de la tige, ils se développent rarement ; dans ce cas, ils émettent des rameaux dressés quand le développement se produit de bonne heure, pendant la période dressée ; si le développement se produit pendant la période rampante, ils émettent soit des rameaux dressés qui se transforment ou non en rameaux rampants, soit des rameaux à développement abrégé, c'est-à-dire dressés ou obliques à transformation rapide en rameaux rampants, ou parfois même immédiatement rampants.

Entre les rameaux dressés florifères et les rameaux rampants stériles on trouve une série de transitions. Ces rameaux intermédiaires ont une fécondité atténuée par diminution du nombre des nœuds florifères accompagnée généralement de diminution du nombre des fleurs à chaque nœud et d'avortement des fleurs. Ils présentent dès le

début de leur développement un bourgeon terminal plus ou moins dissocié ; les uns se développent presque verticaux, d'autres sont plus ou moins inclinés sur l'horizon, d'autres enfin peuvent se développer immédiatement horizontalement. Ceux de ces rameaux qui se développent verticalement ou obliquement conservent cette position un certain temps, puis se transforment en tiges rampantes comme une tige dressée ordinaire.

Je donne ici quelques exemples pour montrer l'atténuation de la fécondité de ces rameaux.

Tige dressée normale.

7 nœuds florifères avec 7 à 9 fleurs développées à chaque nœud.

4 nœuds florifères avec 3 à 6 fleurs développées à chaque nœud.

6 nœuds florifères avec 6 fleurs à chaque nœud.

6 nœuds florifères, 4 à 6 fleurs à chaque nœud (FD, fig. 4, Pl. VI).

Tige oblique ou couchée.

5 nœuds florifères, 4 ont 5 fleurs, le 5^e a des fleurs avortées.

2 nœuds florifères avec 2 fleurs à chaque nœud.

2 nœuds florifères, l'un a des fleurs avortées, l'autre 2 fleurs.

4 nœuds florifères avec 2 à 3 fleurs à chaque nœud (FO, fig. 4, Pl. VI).

2 nœuds florifères avec 1 fleur à chaque nœud (FR, fig. 4, Pl. VI).

La tige dressée se détruit en général après la floraison, les stolons dans le courant de l'année suivante. J'ai trouvé cependant quelques stolons qui passaient encore toute l'année, et persistaient jusqu'au printemps suivant, en gardant avec eux la base de la tige dressée. Toutes ces parties avaient conservé leur vitalité, et les bourgeons non développés qu'elles portaient encore s'étaient développés en rameaux dressés.

Pareil fait de conservation de la base de la tige se produit rarement chez le *Glechoma hederacea*, mais c'est un fait constant, comme nous l'avons vu chez le *Lamium Galeobdolon*, par exemple, où il détermine la formation de chicots.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige dressée. — Il y a à distinguer deux parties dans la tige dressée : la base végétative et la partie florifère.

La base végétative (BV, fig. 4, Pl. VI) présente des entrenœuds courts, quadrangulaires, à angles à peine accentués, couverts de poils peu abondants et peu saillants; les nœuds portent un bouquet de poils peu nombreux et peu allongés et des feuilles présentant à la base deux lobes arrondis accentués.

Au point de vue anatomique, l'écorce est assez épaisse, ses angles sont remplis par un collenchyme formé de cellules nombreuses et dont les piliers présentent des contre-forts épais. Le cylindre central est formé de quatre grands faisceaux situés aux angles et dans l'intervalle desquels on trouve quatre faisceaux plus petits.

Le bois est formé de vaisseaux peu abondants et de fibres nombreuses et très épaisses (fig. 4, Pl. VIII), le péricycle est générateur de formations secondaires; celles-ci font tout le tour de la tige mais sont surtout développées aux angles; la compression qu'elles exercent peut amener des cloisonnements radiaires de l'endoderme, ces cloisonnements étant plus abondants aux angles où la pression est plus forte.

Les assises périphériques de la moelle sont sclérifiées.

La partie florifère présente des entrenœuds à angles bien accentués et couverts de poils nombreux; les nœuds portent un bouquet de poils abondants et allongés, des feuilles chez lesquelles les lobes de la base du limbe sont souvent peu accentués; la forme générale de la feuille est un peu plus allongée que dans la partie végétative, le diamètre maximum de la tige est plus grand.

Au point de vue anatomique, la structure générale est la même que celle de la base végétative; mais le collenchyme qui remplit les angles est formé de cellules moins épaissies, ne présentant pas les piliers accentués du collenchyme de la partie végétative; l'écorce possède une épaisseur absolue et relative moindre; le nombre d'assises de cellules y est moindre ainsi que leur diamètre relatif. Le cylindre central, de diamètre beaucoup plus grand, présente la même cons-

titution typique, mais le péri-cycle est complètement lignifié, de sorte que les formations secondaires se développent seulement vis-à-vis des faisceaux.

Tige rampante. — La tige rampante (SR, fig. 4, Pl. VI), possède les caractères morphologiques et anatomiques généraux de la base végétative. Comme cette dernière, elle présente des angles à peine accentués, munis de poils peu nombreux; les nœuds sont pourvus d'un bouquet de poils peu abondants, et les feuilles, quoique ayant en général de plus grandes dimensions, présentent la même forme; mais cette tige présente avec la base végétative les différences morphologiques suivantes : les entre-nœuds sont plus allongés et de diamètre moindre; les nœuds portent des racines adventives au nombre de quatre, à développement très précoce, car elles apparaissent dès le premier nœud; les deux premières se développent sur les deux faces dépourvues de feuilles, les deux autres au-dessous de l'insertion des feuilles.

La croissance intercalaire des premiers entre-nœuds de cette tige rampante est très forte et le bourgeon terminal est, par suite, très dissocié.

Au point de vue anatomique, l'écorce présente la même épaisseur absolue et les cellules du parenchyme, qui la compose, présentent également à peu près les mêmes dimensions. Les cellules du collenchyme présentent la même forme que celles de la base végétative, c'est-à-dire ont des piliers très épais, mais elles sont plus petites. Souvent elles offrent comme nombre et épaisseur une différence sensible avec les cellules de la base végétative; mais c'est là un caractère qui doit être attribué aux conditions de lumière dans lesquelles végète le rameau. Au soleil le collenchyme du rameau rampant est sensiblement aussi développé que celui de la base végétative de la tige.

Le cylindre central présente la même constitution; il possède des formations secondaires faisant le tour de la tige, mais il est notoirement plus petit. De plus, le bois

(fig. 2, Pl. VIII) est formé de vaisseaux larges et de sclérenchyme peu épaissi.

Quand les stolons se développent dans une ombre assez épaisse, comme il arrive d'ordinaire dans la nature, les feuilles sont portées par des pétioles très allongés; c'est là également un caractère d'adaptation actuelle qui n'existe pas quand la tige rampante se développe, ainsi que la tige dressée, en pleine lumière. Ce caractère a d'ailleurs une grande utilité pour la plante, car la tige restant fixée contre le sol, ses feuilles peuvent cependant atteindre la lumière et remplir leur fonction assimilatrice.

Quand, après la floraison, la tige dressée se transforme en tige rampante, sa structure anatomique présente des variations correspondantes; au bois qui se différencie pendant la période dressée se superpose le bois qui se forme pendant

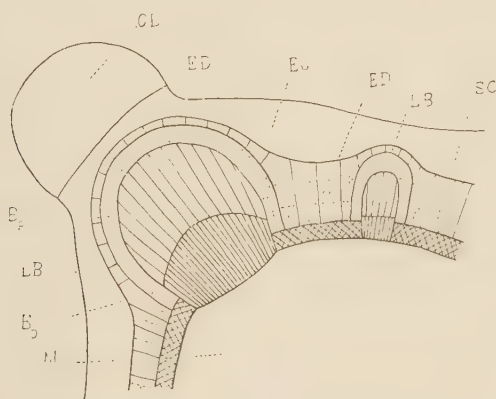


Fig. 12. — *Glechoma hederacea*. Coupe transversale de la partie florifère d'une tige dressée dont l'extrémité est devenue rampante. — CL, collenchyme; EC, écorce; ED, endoderme; LB, liber; SC, sclérenchyme; B_n, bois qui s'est formé pendant la période dressée; B_p, bois qui s'est formé pendant la période rampante; M, moelle.

la période rampante, et qui est formé de larges vaisseaux et de fibres peu épaisses (1) (fig. 3, Pl. VIII). Dans la partie florifère de la tige (fig. 12), l'écorce est repoussée par le

(1) L'explication de cette particularité intéressante est la même que celle qui a été donnée pour le *Veronica officinalis*.

développement de ce bois secondaire, et il en résulte deux faits intéressants :

1° L'endoderme est distendu vis-à-vis des faisceaux.

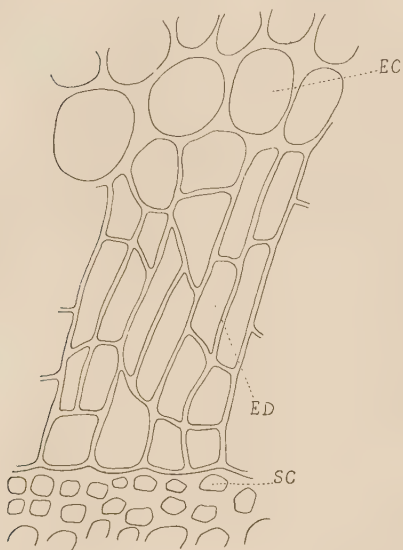


Fig. 13. — *Glechoma hederacea*. Coupe transversale dans la partie florifère d'une tige dressée dont l'extrémité est devenue rampante, montrant l'endoderme étiré et cloisonné. — ED, endoderme; EC, écorce; SC, sclérenchyme péricyclique.

2° Il est étiré dans leur intervalle entre l'assise de l'écorce qui le surmonte et le péri-cycle lignifié qui reste immobile. Dans le premier cas, il se produit des cloisons radiales. Dans le deuxième, des cloisons tangentielles et quelques cloisons radiales (fig. 12 et 13).

Tiges florifères intermédiaires. — Ces rameaux présentent dans leur morphologie et leur anatomie des caractères de transition entre la tige florifère et le stolon. La longueur des entre-nœuds est intermédiaire ainsi que l'aspect du bourgeon termi-

nal (comparer FO et FR à FD et SR, fig. 4, Pl. VI), et il en est de même des autres caractères morphologiques comme l'abondance des poils sur les angles et aux nœuds et l'accentuation des angles. A des nœuds même florifères peuvent apparaître des racines adventives, mais ces racines sont rudimentaires, parfois même à peine visibles et très peu nombreuses, une ou deux à chaque nœud. Je donne ci-joint un tableau où sont indiquées les longueurs des trois premiers entre-nœuds chez différents rameaux pris sur un même pied.

1 ^o Tige dressée florifère.	2 ^o Tige oblique florifère.	3 ^o Tige rampante florifère.	4 ^o Tige rampante stérile.
3 millimètres.	5 millimètres.	5 millimètres.	9 millimètres.
6 —	21 —	23 —	52 —
18 —	50 —	58 —	102 —
6 nœuds à fleurs, 0 racine.	4 nœuds à fleurs, aux 3 ^e , 4 ^e , 5 ^e nœuds, 1 ou 2 racines à peine visibles.	2 nœuds à fleurs, aux 2 ^e , 3 ^e , 4 ^e , 5 ^e , 6 ^e , nœuds, 2 à 3 raci- nes plus visibles.	0 nœud à fleurs, 4 racines bien dé- veloppées à chaque nœud.

Au point de vue anatomique, les rameaux précédents présentent également des caractères intermédiaires; le collenchyme des angles est formé de cellules petites et épaisses semblables à celles de la tige rampante; l'écorce possède une épaisseur qui varie entre celle de la tige florifère et de la tige rampante; le cylindre central présente aussi des dimensions intermédiaires; le bois des faisceaux a la constitution de celui du stolon, mais le péricycle est, en général, sclérifié comme dans la tige florifère.

RÉSUMÉ. — Nous pouvons résumer ainsi les résultats de cette étude.

1^o Les rameaux rampants sont des rameaux qui ont gardé les caractères végétatifs généraux de la base de la tige et qui possèdent en outre un certain nombre de caractères adaptatifs, à savoir :

a. Bourgeon terminal dissocié.

b. Allongement très accentué et amincissement des entrenœuds.

c. Développement de racines adventives aux nœuds.

d. Réduction du cylindre central.

e. Augmentation du diamètre des vaisseaux, réduction du sclérenchyme des faisceaux.

2^o L'évolution la plus complète d'un rameau rampant comprend trois stades :

a. Un stade dressé florifère.

b. Un stade horizontal sans racines adventives ou à racines peu développées.

c. Un stade horizontal avec racines adventives bien développées.

3° Beaucoup de rameaux restent au stade dressé et ne se transforment pas en rameaux rampants. Cette transformation est, en général, d'autant plus facile et plus précoce, que la tige présente une fécondité moindre.

4° Entre la tige dressée florifère et la tige rampante stérile on trouve comme transition des tiges obliques ou horizontales, à caractères morphologiques et anatomiques intermédiaires, et à fécondité atténuée par diminution du nombre des nœuds florifères, du nombre des fleurs situées à chaque nœud, et avortement des fleurs.

5° Les bourgeons situés sur la tige dressée, se développent en tiges dressées, si le développement se produit au début de la végétation ; si le développement se produit vers la fin de la floraison, ces tiges se transforment plus ou moins rapidement en rameaux rampants. Certains bourgeons présentent un développement abrégé et débutent directement à un stade oblique ou même à un stade horizontal avec ou sans racines.

6° Les bourgeons situés sur le rameau rampant, se développent en rameaux dressés, si le développement se produit au début de la végétation, en rameaux obliques à fécondité atténuée ou en rameaux rampants, si le développement se produit au milieu ou à la fin de la floraison.

Potentilla reptans.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — A l'aisselle des feuilles de la rosette se développent au printemps des rameaux. Ces rameaux sont au début dressés et dans cette position ne portent aucune racine adventive ; puis ils deviennent peu à peu obliques et horizontaux. Les racines adventives commencent à apparaître aux nœuds dès la position oblique, mais elles sont encore peu développées, et il en est de même au début lorsque la tige atteint la position horizontale. La tige continue à se développer dans cette position, en portant des racines adventives, qui se développent

rapidement et s'enracinent fortement à chaque nœud, où se développe une rosette, qui l'année suivante reproduit le même cycle de végétation.

Les premiers nœuds de ces rameaux sont stériles et portent des bourgeons, puis viennent les nœuds à fleurs qui occupent tout le reste de la tige ; les premiers de ces nœuds portent seuls des fleurs bien développées, les suivants portent des fleurs plus ou moins avortées (fig. 5, Pl. VI) ; dans le cas extrême elles sont réduites à un petit pédicelle d'une longueur de 1 millimètre.

Entre ce cas et celui des fleurs bien développées, on trouve, comme transition, des fleurs à pédicelle un peu plus allongé et terminé par le bourgeon floral avorté.

L'avortement des fleurs se produit plus ou moins tôt sur la tige rampante ; il en résulte que cette tige possède une fécondité très variable. J'ai trouvé des rameaux rampants ayant sept à huit fleurs bien développées, d'autres ayant toutes les fleurs avortées.

Les stolons se détruisent vers la fin de l'année ou au commencement du printemps suivant en laissant libres les rosettes qu'ils portent.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE. — Les premiers nœuds végétatifs sont munis de feuilles à cinq lobes bien développés, identiques aux feuilles de la rosette ; les nœuds florifères portent des feuilles réduites en bractées, formées de trois petits lobes qui embrassent la tige. Le dernier nœud végétatif et le premier nœud florifère sont séparés par un court entre-nœud. Le premier nœud florifère porte une seule bractée.

Aux nœuds florifères suivants le rameau, avant de se terminer par une hampe florale, porte deux bractées. A l'aiselle de l'une se trouve un bourgeon stoloniforme qui prolonge la tige et à l'aiselle de l'autre une rosette. Les racines adventives se développent exclusivement sur la base de cette rosette ; les deux premières apparaissent symétriquement en perçant la gaine de la feuille, les autres sans aucun ordre.

Les deux ou trois premiers nœuds végétatifs en sont fréquemment dépourvus. Le premier nœud floral qui ne possède pas de rosette ne présente pas non plus de racines adventives.

Comparons cette tige rampante à la partie supérieure de la tige florifère dressée de *Potentilla argentea* (fig. 2, Pl. VI). Cette tige présente une inflorescence en cyme bipare.

Imaginons que nous remplacions à chaque étage florifère de la cyme un des deux rameaux florifères latéraux par une rosette stérile radicante. Nous aurons identiquement la partie rampante florifère de *Potentilla reptans*. Quant aux nœuds végétatifs ainsi qu'au premier nœud florifère, ils se correspondent de part et d'autre, avec cette différence que ces nœuds portent dans le *Potentilla argentea* des tiges florales et chez le *Potentilla reptans* des rosettes stériles.

Il y a jusqu'aux moindres détails que l'on peut comparer d'une tige à l'autre. Ainsi le premier nœud florifère de *Potentilla reptans* est séparé du dernier nœud végétatif par un court entre-nœud. Le même fait se rencontre identiquement chez le *Potentilla argentea*.

Nous pouvons donc considérer la tige rampante de *Potentilla reptans* comme étant une tige florifère à inflorescence en cyme bipare, dans laquelle il y a, à chaque nœud, substitution d'un bourgeon stérile à rosette à un bourgeon floral.

L'étude anatomique vient confirmer cette manière de voir.

Si l'on fait une coupe, soit dans la partie végétative de la base, soit dans la partie florifère, on trouve, au-dessous d'une écorce assez épaisse, dépourvue de collenchyme, un péricycle sclérifié, contre lequel viennent s'appuyer les rayons médullaires lignifiés qui séparent les faisceaux les uns des autres. Or cette structure est exactement celle que nous avons trouvée dans la partie supérieure florifère de la tige dressée de *Potentilla argentea* (fig. 5, p. 288).

Pour déterminer les caractères adaptatifs de cette tige rampante, nous la comparerons à la partie correspondante

de *Potentilla argentea*. Nous observons alors les différences suivantes : les entre-nœuds de *Potentilla reptans* sont allongés et de faible diamètre, relativement à leur longueur ; l'écorce

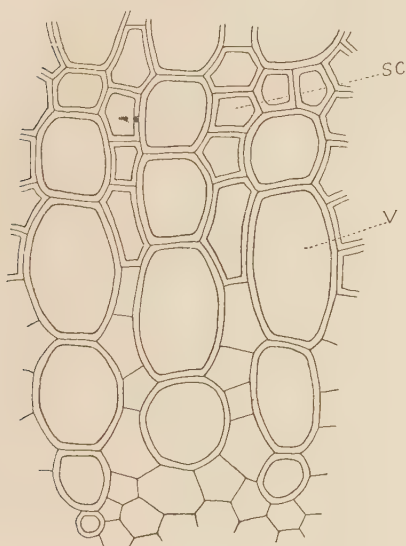


Fig. 14. — *Potentilla reptans*. Bois de la tige rampante : V, vaisseau ligneux ; SC, sclérenchyme.

de *Potentilla reptans* est plus épaisse, dépourvue de collenchyme, les vaisseaux sont beaucoup plus larges (fig. 14 et 15), l'anneau de sclérenchyme péricyclique est d'une épaisseur parfois moindre.

Quels sont les carac-

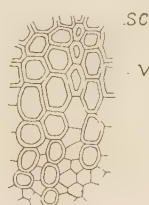


Fig. 15. — *Potentilla argentea*. Bois de la partie supérieure florifère de la tige : V, vaisseau ligneux ; SC, sclérenchyme.

ters que nous devons considérer comme adaptatifs ? Les caractères communs avec le *Glechoma hederacea* sont les suivants :

- 1° Entre-nœuds allongés et de faible diamètre (1).
- 2° Réduction du cylindre central corrélative du faible diamètre de la tige (2).
- 3° Augmentation du diamètre des vaisseaux (3).

(1) La croissance intercalaire des premiers entre-nœuds est très rapide, de sorte que l'extrémité terminale a l'aspect d'un bourgeon très dissocié. Cet aspect n'existe pas quand le rameau est au stade dressé.

(2) Ce caractère découle du premier par comparaison avec ce qui se passe chez les *Lamium Galeobdolon*, *Glechoma hederacea*.

(3) Il est à remarquer que : 1° les vaisseaux des tiges florifères des diverses *Potentilles* dressées (*Potentilla argentea*, *nepalensis*, *Fragariastrum*, *verna*, etc.), ont un diamètre peu différent ; 2° les vaisseaux

Nous retrouvons ces trois caractères si nous comparons à la partie supérieure florifère de *Potentilla argentea* les tiges rampantes des *Potentilla Anserina*, *Duchesnea indica*, qui présentent la même constitution morphologique que celle de *Potentilla reptans*, et de même, si nous comparons à la partie moyenne de la tige de *Potentilla argentea*, la tige rampante de *Fragaria vesca* qui, comme nous le verrons, lui est équivalente morphologiquement (fig. 4 et 5, Pl. VIII). Nous pouvons donc les considérer comme étant des caractères adaptatifs d'une manière sûre. Quant aux autres caractères fondés sur le collenchyme, l'anneau fibreux péricyclique, l'épaisseur de l'écorce, ils ne se retrouvent pas dans toutes les plantes précédentes pas plus que dans le *Glechoma hederacea*. Ce sont d'ailleurs des caractères qui varient facilement d'une espèce dressée à une autre espèce dressée et à ce point de vue la tige florifère de *Potentilla Fragariastrum* présente avec la tige florifère de *Potentilla argentea* des différences considérables (fig. 2, p. 285 et fig. 5, p. 28). Nous écarterons donc ces derniers caractères.

RÉSUMÉ. — La tige rampante de *Potentilla reptans* n'est autre chose qu'une tige florifère à inflorescence en cyme bipare, qui présente les caractères adaptatifs suivants :

1° Substitution à chaque nœud d'une rosette stérile à base radicante à un rameau florifère.

2° Avortement des fleurs.

3° Allongement des entre-nœuds et diminution du diamètre de la tige.

4° Réduction du diamètre du cylindre central.

5° Augmentation du diamètre des vaisseaux.

La tige rampante passe par trois stades :

1° Un stade dressé sans racines.

des tiges florifères des diverses Potentilles rampantes (*Potentilla reptans*, *Anserina*) ou des genres voisins (*Duchesnea indica*), ont un diamètre peu différent ; 3° il y a une différence considérable entre le diamètre des vaisseaux de ces deux groupes de plantes. Il s'agit donc bien ici d'un caractère tenant au mode de vie et non à l'espèce étudiée.

- 2° Un stade horizontal à racines peu développées.
- 3° Un stade horizontal à racines bien développées.

Potentilla Anserina.

La biologie et la morphologie générale de cette plante sont les mêmes que celles de *Potentilla reptans*, avec cette différence que cette plante s'adapte d'une manière plus précoce à la vie rampante.

La tige rampante issue d'un bourgeon latéral de la rosette se développe immédiatement horizontalement et porte un ou deux nœuds végétatifs munis de feuilles identiques à celles de la rosette ; le nœud suivant est florifère, séparé du précédent par un très court entre-nœud et muni d'une feuille déjà réduite ; les autres nœuds présentent la même constitution que les nœuds de la cyme de *Potentilla reptans* et portent des bractées florales et des fleurs normales ou avortées. Les racines adventives se développent sur les rosettes, elles ne se montrent pas ou peu aux premiers nœuds végétatifs.

Les entre-nœuds sont encore plus allongés et plus amincis, relativement à leur longueur, les vaisseaux encore plus larges que dans le *Potentilla reptans*.

En résumé, cette plante présente une adaptation encore plus précoce, elle débute directement au stade horizontal sans racines et les caractères adaptatifs y sont plus accentués que dans la précédente.

Duchesnea indica.

Cette plante passe par les mêmes stades et présente les mêmes caractères morphologiques et anatomiques d'adaptation que le *Potentilla reptans*.

J'ai tenu à la signaler parce que cette espèce, qui a été rangée longtemps dans le genre *Fragaria*, présente un mode d'adaptation tout différent de celui que l'on ren-

contre d'ordinaire chez les Fraisiers et que nous allons étudier.

Fragaria vesca.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — La tige du Fraisier est formée d'une rosette de feuilles dont l'extrémité se termine par une hampe florale ; le bourgeon situé à l'aisselle de la dernière feuille de la rosette se développe ensuite et donne un rameau qui porte à sa base deux entre-nœuds identiques à ceux de la rosette et se termine ensuite par une hampe florale ; le bourgeon situé sur ce rameau à l'aisselle du deuxième nœud à partir de la base se comporte de même, et ainsi de suite.

Il peut ainsi se produire plusieurs hampes florales au moment de la floraison ; c'est ce qui arrive en particulier quand le Fraisier se trouve dans des conditions favorables, en plein soleil par exemple ; à l'ombre il ne se produit en général qu'une seule hampe florale et encore souvent très pauvre en fleurs, n'ayant même parfois qu'une seule fleur.

Il arrive même assez fréquemment que la rosette dans ces conditions reste complètement stérile.

L'ensemble des différentes tiges florales, qui se développent dans la même année, forme ainsi un sympode dont chaque article est constitué par deux entre-nœuds courts.

Les stolons ont un bourgeon terminal très dissocié par rapport à celui de *Potentilla argentea* (1). Ils naissent aux dépens des bourgeons latéraux de la rosette de base ou des bourgeons inférieurs des articles du sympode floral. Ils présentent également la forme d'un sympode dont chaque article est formé de deux entre-nœuds, mais chacun de ces articles, au lieu de se terminer par une hampe florale, se termine par une rosette stérile munie à sa base de racines adventives, et possède une grande longueur.

(1) Nous verrons, en effet, plus loin, que la comparaison directe sur le Fraisier est impossible.

Le stolon présente donc la même constitution sympodique typique que la tige dressée, et nous sommes conduits à homologuer les deux entre-nœuds de chaque article du stolon aux deux entre-nœuds de chaque article du sympode florifère. Cette homologie devient certaine par suite de ce fait que j'ai trouvé, très rarement il est vrai, des stolons dont l'extrémité, au lieu de porter une rosette, se termine par une hampe florale.

Nous pouvons alors considérer le rameau rampant comme un sympode florifère à longs entre-nœuds dans lequel chaque hampe florifère serait remplacée par une rosette stérile. Des formes transitoires montrent comment s'est faite cette substitution. J'ai trouvé, en effet, des stolons dans lesquels les articles du sympode se terminaient par une rosette qui portait une, deux, trois feuilles, puis se prolongeait par une hampe florale. Supposons que la floraison de



Fig. 16. — *Fragaria vesca*. Figure montrant la constitution morphologique du stolon ; le premier article du sympode se redresse en tige florifère, le deuxième et le troisième en tiges florifères présentant à la base une rosette formée d'un ou deux entre-nœuds, le quatrième en rosette stérile (figure légèrement schématique, les divers stades ont été réunis sur un même stolon, et les entre-nœuds du stolon ont été très raccourcis).

cette rosette soit retardée encore davantage, et nous aurons la rosette stérile normale (fig. 16).

Nous sommes ainsi conduits à regarder les stolons de *Fragaria vesca* comme étant des tiges florifères, dont les deux entre-nœuds végétatifs basilaires sont très longs, et dont la fécondité est atténuée par substitution aux hampes florales de rosettes à floraison retardée.

Il est d'ailleurs à remarquer que l'on trouve parfois sur

les hampes florifères elles-mêmes des exemples analogues de substitution à des rameaux normalement florifères de rosettes à fécondité plus ou moins retardée. J'ai trouvé des pieds de Fraisier où la première feuille de la hampe florifère, au lieu de porter à son aisselle un rameau floral,



Fig. 17. — *Fragaria vesca*. Tige florifère dans laquelle le rameau floral du premier nœud est remplacé par une rosette radicante fertile.

portait une rosette, munie à sa base de racines adventives, et formée d'un nombre variable de feuilles (fig. 17). Cette rosette peut rester stérile, mais, en général, se termine par une hampe florale, laquelle, à son tour, peut se comporter de même à son premier nœud florifère.

Les stolons se détruisent vers la fin de l'année même de leur formation en laissant libres les rosettes qu'ils por-

tent et qui se comportent l'année suivante comme il a été dit plus haut.

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE.

Tige dressée. — Comparons la tige dressée du Fraisier à celle d'une plante voisine dressée, le *Potentilla argentea* par exemple. La rosette de base du Fraisier correspond par sa morphologie et son anatomie à la rosette de base de cette dernière plante. La hampe florale, par ses feuilles réduites en bractées et par son cylindre central formé de faisceaux isolés, par une gaine de sclérenchyme, correspond à la partie supérieure florifère de *Potentilla argentea*. Les entre-nœuds du sympode possèdent la morphologie et la structure de la rosette.

Nous ne trouvons donc aucun organe homologue à la partie moyenne de *Potentilla argentea*, nous devons, par conséquent, admettre que toute cette partie moyenne rentre dans la rosette basilaire, c'est-à-dire qu'elle s'est adaptée elle-même à la fonction de rhizome et d'organe de réserve (1).

Tige rampante. — Les deux entre-nœuds allongés de chaque article du sympode présentent exactement la structure typique de la partie moyenne végétative de *Potentilla argentea*, c'est-à-dire qu'au-

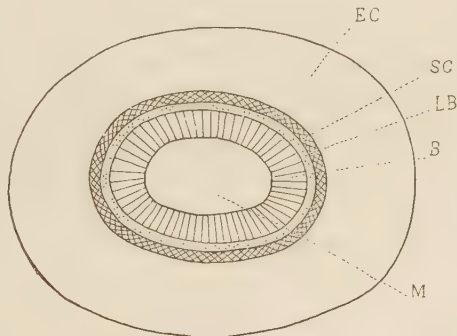


Fig. 18. — *Fragaria vesca*. Section transversale du stolon; EC, écorce; SC, sclérenchyme; LB, liber; B, bois; M, moelle.

dessous de l'écorce se trouve une gaine continue de sclérenchyme et qu'il existe une assise génératrice continue autour de la tige (fig. 18, comparer à la fig. 4, page 287); comme ces organes sont homologues

(1) Les cellules des entre-nœuds de la rosette renferment en effet de nombreux grains d'amidon.

aux deux entre-nœuds inférieurs de chaque article du sympode, nous devons donc considérer que les rameaux du Fraisier présentent deux sortes d'adaptation : les uns florifères ont leurs deux premiers entre-nœuds végétatifs adaptés en rhizomes, les autres stériles ont leurs deux premiers entre-nœuds végétatifs adaptés à la vie rampante.

Pour obtenir les caractères adaptatifs, nous ne devons donc pas comparer la tige rampante à la tige dressée, mais à l'organe homologue de *Potentilla argentea*.

Dans le *Potentilla argentea* les entre-nœuds de la partie moyenne sont à peine plus allongés que l'entre-nœud de base de la hampe florale ; ils sont plus épais, l'écorce a une faible épaisseur et possède un collenchyme assez développé ; l'anneau de sclérenchyme est assez épais, le bois est formé de vaisseaux étroits et de sclérenchyme abondant (fig. 5, Pl. VIII).

Dans le *Fragaria vesca* les entre-nœuds du stolon sont beaucoup plus allongés que l'entre-nœud de base de la hampe florale ; ils sont moins épais, l'écorce possède une épaisseur plus grande que dans le *Potentilla argentea*, le cylindre central est réduit, l'anneau de sclérenchyme est moins épais, les vaisseaux sont beaucoup plus larges et le bois est presque dépourvu de sclérenchyme (fig. 4, Pl. VIII), l'écorce présente un collenchyme moins développé.

Pour des raisons analogues à celles qui ont été exposées plus haut à propos de *Potentilla reptans*, nous ne retiendrons comme adaptatifs, outre la dissociation du bourgeon terminal et la présence de racines adventives, que les caractères suivants :

1° Allongement et amincissement des entre-nœuds.

2° Réduction du cylindre central.

3° Bois formé de vaisseaux larges et de sclérenchyme réduit.

Les plantes qui forment le groupe précédent sont déterminées par ce fait que par leurs caractères adaptatifs elles

tendent vers les plantes grimpantes. Nous terminerons leur étude en faisant cette comparaison.

Les caractères adaptatifs communs que présentent les plantes du groupe précédent sont les suivants :

- 1° Bourgeon terminal fortement dissocié.
- 2° Allongement et faible diamètre des entre-nœuds.
- 3° Présence de racines adventives aux nœuds.

4° Réduction du cylindre central, augmentation du diamètre des vaisseaux, réduction du sclérenchyme des faisceaux.

Les trois caractères suivants : 1° dissociation du bourgeon terminal ; 2° allongement et faible diamètre des entre-nœuds ; 3° augmentation du diamètre des vaisseaux et réduction du sclérenchyme des faisceaux, sont des caractères communs avec les plantes grimpantes ; ce sont des convergences adaptatives entre ces deux groupes de plantes. Il y en a d'ailleurs d'autres. On sait que les plantes grimpantes possèdent une nutation accentuée s'accusant souvent par une courbure de l'extrémité terminale en forme de crochet. Darwin (1) a montré que l'on retrouve également cette nutation accentuée chez les plantes rampantes à longs entre-nœuds comme les *Fragaria*, *Saxifraga sarmentosa*. J'ai trouvé d'ailleurs assez fréquemment des rameaux de *Fragaria vesca* et de *Potentilla reptans* dont l'extrémité était recourbée en forme de crochet comme chez les plantes grimpantes. On peut même, dans certains cas, pousser la comparaison plus loin, et comparer une plante rampante déterminée à une plante grimpante déterminée. Je comparerai, par exemple, le *Glechoma hederacea* et l'*Ampelopsis hederacea*.

Le *Glechoma hederacea* possède des rameaux dressés florifères à entre-nœuds courts et bourgeon non dissocié.

L'*Ampelopsis hederacea*, de même.

Le *Glechoma hederacea* possède des rameaux rampants

(1) Darwin, *la Faculté motrice dans les plantes*. Traduction française, page 217.

stériles à entre-nœuds allongés et à bourgeon terminal dissocié.

L'*Ampelopsis hederacea* possède des rameaux grimpants



Fig. 19. — *Ampelopsis hederacea*. Aspect d'un rameau grimpant intermédiaire entre les rameaux florifères et les rameaux à vrilles.

stériles à vrilles, à entre-nœuds allongés et à bourgeon terminal dissocié.

Chez le *Glechoma hederacea*, entre les rameaux rampants stériles et les tiges dressées florifères, on trouve des rameaux intermédiaires à fécondité atténuée, par diminu-

tion du nombre des nœuds florifères et avortement des fleurs.

Dans l'*Ampelopsis hederacea* on trouve également, entre les rameaux florifères et les rameaux grimpants stériles, des rameaux grimpants intermédiaires (fig. 19). Les plus fertiles portent d'abord une ou deux grappes florales bien développées, puis une ou deux grappes florales dont les pédoncules contournés portent des fleurs avortées et peu nombreuses et enfin des vrilles. Comme les grappes à fleurs avortées peuvent présenter différents stades d'avortement et de torsion des pédoncules, il existe toutes les transitions entre la grappe florale et la vrille stérile.

D'autres rameaux ont une fécondité moindre et débent directement avec des grappes florifères avortées.

Enfin, au point de vue anatomique, les rameaux grimpants d'*Ampelopsis hederacea* et les rameaux rampants de *Glechoma hederacea* présentent, par rapport aux rameaux florifères correspondants, ce caractère commun d'avoir des vaisseaux plus larges et un sclérenchyme réduit (fig. 1 et 2, 6 et 7, Pl. VIII).

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LES PLANTES RAMPANTES

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES. — L'étude morphologique qui précède montre que l'adaptation à la vie rampante se fait par retour à l'état végétatif et atténuation de la fécondité.

Ce sont là des caractères que produit l'action de la lumière diffuse.

Tout un groupe de plantes rampantes présente, comme nous l'avons vu, des caractères de convergence adaptative avec les plantes grimpantes.

Or, il est admis généralement que les plantes grimpantes sont des plantes qui se sont développées à la lumière atténuée des forêts.

J'ai été conduit ainsi naturellement à étudier l'action de la lumière diffuse sur les plantes rampantes.

Je disposais à cet effet plusieurs plantes, provenant autant que possible du même pied, dans des conditions aussi comparables que possible, les unes à la lumière du soleil, les autres à des lumières diffuses d'intensité variable.

Quand la plante présente, par rapport à son port normal, des différences consistant dans une adaptation plus profonde à la vie rampante, nous pouvons exprimer ce fait en disant qu'il y a suradaptation; quand ce sera le contraire, nous dirons qu'il y a désadaptation.

I. — HISTORIQUE.

Les travaux relatifs à l'action de la lumière sur les végétaux sont très nombreux. Je n'ai pas l'intention de les mentionner tous. Je résumerai seulement ceux où il est question de l'action comparée de la lumière directe et de la lumière diffuse sur la forme et la structure des plantes.

Stahl (1) a montré que dans les plantes vivant exclusivement à l'ombre, le mésophylle ne présente guère que du tissu lacuneux, tandis que les végétaux qui croissent dans des endroits très éclairés présentent un tissu en palissade très développé.

En ce qui concerne les dimensions de la feuille, Stahl (2) indique comme un fait général qu'à l'ombre les feuilles ont une surface plus grande qu'au soleil. Pick (3) confirme les résultats anatomiques de Stahl sur la structure comparée des feuilles à l'ombre et au soleil.

M. Dufour (4), à la suite d'expériences comparatives entre

(1) Stahl, *Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchym* (Bot. Zeit., Bd XXXVIII, 1880).

(2) Stahl, *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Blätter* (Ienaische Zeitschr. f. naturw., Bd XVI, 1883).

(3) Pick, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes* (Botan. Centralblatt, Bd XI, nos 37 et 38, 1882).

(4) Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des végétaux* (Ann. des Sc. nat., 7^e série, t. V, 1887).

des plantes ayant poussé les unes au soleil, les autres à l'ombre, énonce les conclusions suivantes : la plante prend un développement bien plus considérable au soleil qu'à l'ombre ; les tiges sont plus grandes, plus grosses, les feuilles plus développées, la floraison plus hâtive, les fleurs plus abondantes. Au point de vue anatomique, dans les feuilles développées au soleil l'épiderme est formé de cellules plus hautes, à cuticule plus épaisse ; les palissades sont mieux caractérisées et la chlorophylle plus abondante ; les vaisseaux sont plus nombreux et plus larges, le sclérenchyme et le collenchyme plus développés, les canaux sécréteurs plus grands.

Kerner von Marilaun (1) signale ce fait que l'ombre favorise la production des rameaux végétatifs et des stolons, tandis que la lumière favorise la formation des fleurs et des fruits. A l'appui de cette opinion il énonce les observations qui ont été faites sur les pieds d'*Epilobium angustifolium* qui se développent dans la nature.

Vöchting (2) a étudié l'action de la lumière diffuse et montré qu'elle exerce une influence profonde sur le port de la plante. En exposant le *Mimulus Tilingi* à des éclaircissements décroissants, il a vu l'appareil floral se réduire de plus en plus, et au-dessous d'un certain minimum la plante rester stérile. Mais en revanche, l'appareil végétatif prend un développement considérable.

Les rameaux végétatifs de cette plante étant des rameaux rampants, la formation de ces rameaux est donc favorisée par l'action de la lumière atténuée.

J'ai étudié (3) l'action comparative du soleil et de la lumière diffuse sur l'*Ampelopsis hederacea* et le *Glechoma hederacea* et montré que la lumière diffuse pouvait produire

(1) Kerner von Marilaun, *Pflanzenleben*, 1888.

(2) Vöchting, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen* (Jahrb. für wiss. Bot., Bd XXV, 1893).

(3) Maige, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des rameaux de la Vigne-vierge et du Lierre terrestre* (Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 1898).

la transformation de bourgeons florifères dressés en bourgeons grimpants ou rampants, tandis que la lumière directe pouvait, dans certaines limites, favoriser la transformation inverse; j'ai montré sur les mêmes plantes que la lumière diffuse, en agissant sur les rameaux grimpants ou rampants, exagérât en eux les caractères adaptatifs à la vie grimpante ou rampante.

M. Curtel (1) a étudié l'action comparée de la lumière directe et diffuse sur les fleurs, il a observé que la lumière diffuse provoquait un retard de la floraison et une diminution souvent considérable du nombre des fleurs; celles-ci sont également moins colorées, moins volumineuses; les fruits sont moins nombreux, moins riches en graines; en revanche, l'appareil végétatif devient souvent exubérant, les bourgeons floraux sont remplacés par des bourgeons végétatifs; chez certaines plantes la tige s'allonge énormément et, trop frêle pour rester dressée, se couche sur le sol.

Les travaux précédents établissent que chez les Phanérogames la lumière directe favorise la reproduction sexuée, la lumière diffuse, la multiplication végétative; l'étude comparée de l'action des lumières diffuse et directe sur les plantes inférieures, conduit au même résultat.

Rostafinski et Woronin (2) ont montré que la lumière directe favorisait la formation des œufs chez le *Botrydium*.

Klebs (3) a pu faire apparaître à volonté chez le *Vaucheria* la reproduction sexuée par l'action d'une lumière intense, et la reproduction asexuée par l'action d'une lumière faible.

(1) Curtel, *Recherches physiologiques sur la fleur* (Thèse de Paris, 1899).

(2) Rostafinski, A., und Woronin, M., *Ueber Botrydium granulatum* (Bot. Zeit., 1877).

(3) Klebs, G., *Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis* (Verh. d. naturforsch. Gesellschaft zu Basel, Bd X, 1892).

II. — EXPÉRIENCES.

Hieracium Pilosella.

Les pieds développés à la lumière diffuse donnèrent en général une tige centrale florifère et des rameaux latéraux stériles allongés en stolons; dans plusieurs pieds le capitule central avorta au sein de la rosette terminale, ou ne se différencia pas, dans d'autres le bourgeon central de la rosette donna une tige florifère présentant, avant de se redresser pour fleurir, plusieurs entre-nœuds végétatifs rampants (fig. 7, Pl. VI).

C'est là un stade intermédiaire entre la tige dressée et la tige rampante. D'ordinaire dans la nature, la hampe florale issue de la rosette est immédiatement florifère. Il y a là un phénomène de suradaptation.

Les pieds exposés en plein soleil donnèrent, outre la hampe centrale, plusieurs hampes latérales florifères. Certaines de ces hampes présentaient avant la fleur plusieurs entre-nœuds végétatifs rampants (fig. 6, Pl. VI). En d'autres termes, les bourgeons latéraux se sont désadaptés plus ou moins complètement. Il est à remarquer que les stades de désadaptation sont les mêmes que ceux de suradaptation. J'ai trouvé jusqu'à huit à neuf hampes florales produites par une seule rosette.

Les rosettes provenant des stolons des pieds au soleil, fleurirent déjà dans le cours de l'année, ce qui n'arriva pas à la lumière diffuse.

Stachys silvatica.

Si l'on oblige les bourgeons stoloniformes de la base de la tige à se développer à la lumière du soleil, ils ne tardent pas à se redresser en passant par des positions obliques et à donner des rameaux dressés stériles; ces bourgeons don-

ment des rameaux d'ordinaire rampants dans la nature ou à la lumière diffuse, il y a donc là un phénomène de désadaptation.

À la lumière diffuse très atténuée se produisent de profondes modifications, certains des rameaux supérieurs florifères latéraux possèdent seulement deux ou trois nœuds à fleurs, d'ailleurs avortées, et se terminent par un rameau végétatif (FO, fig. 1, Pl. VII); les entre-nœuds florifères de ces rameaux s'allongent, et les bractées qu'ils portent présentent un retour très accentué vers la forme végétative (fig. 3 et 4, Pl. VII). Au point de vue anatomique, il y a également une transformation très nette du rameau. La structure de la hampe florale présente en effet, par rapport à celle de la tige végétative, les différences suivantes : l'écorce renferme 3 ou 4 assises de cellules au lieu de 7 à 9 ; les faisceaux sont coiffés d'une gaine continue de fibres, et le péricycle est sclérifié de sorte que les formations secondaires se forment seulement vis-à-vis des faisceaux, tandis que dans la tige végétative les fibres sont éparses dans le péricycle et il existe une assise génératrice continue autour de la tige.

Dans la tige florifère à fleurs avortées, l'écorce est formée de 5 à 6 assises de cellules, c'est-à-dire possède une épaisseur intermédiaire ; le cylindre central présente une assise génératrice continue ; les faisceaux sont coiffés de fibres éparses dans le péricycle, caractères tous végétatifs.

L'extrémité de cette tige à floraison atténuée se comporte comme les rameaux végétatifs latéraux de la tige. Ces rameaux se développent dans des positions plus ou moins obliques (fig. 1, pl. VII) ; quelques-uns sont horizontaux sans racines, d'autres horizontaux avec racines. Les rameaux obliques, en continuant à se développer, se recourbent et prennent à leur tour la position horizontale, ils passent ainsi par une position horizontale sans racines, à laquelle succède une position horizontale avec racines adventives.

Ces différents rameaux sont comparables aux divers stades obliques et horizontaux d'adaptation à la vie ram-

pante que nous avons rencontrés chez beaucoup de plantes rampantes.

Si l'on transporte à la lumière diffuse faible un pied développé au soleil dans lequel les rameaux stériles latéraux sont verticaux, on voit peu à peu l'extrémité terminale de ces rameaux s'incliner et prendre une position horizontale d'abord sans racines, ensuite avec racines. L'adaptation complète demande environ un mois.

Le même fait se produit sur les rameaux dressés stériles qui naissent parfois tardivement sur la partie souterraine.

Dans la nature et au soleil, les rameaux latéraux de *Stachys silvatica* sont soit des rameaux dressés végétatifs, soit des rameaux florifères à fleurs développées ou avortées (fig. 2, Pl. VII).

Dans tous les cas, l'avortement ne va jamais à ce point que l'extrémité se transforme en rameau végétatif, et de plus jamais les rameaux végétatifs latéraux ne sont horizontaux et rampants. Tous ces phénomènes obtenus à la lumière atténuée doivent donc être considérés comme des phénomènes de suradaptation produits par l'action de ce facteur.

Les rameaux à fécondité atténuée obtenus à la lumière diffuse faible sont tout à fait comparables par leur forme et leur structure aux rameaux à fécondité atténuée de *Lamium Galeobdolon*; de même les rameaux stériles sont dans leurs transformations à la lumière diffuse tout à fait semblables aux rameaux dressés végétatifs de *Lamium Galeobdolon*.

Nous avons donc réalisé expérimentalement sur le *Stachys silvatica*, les différents stades d'adaptation à la vie rampante, ainsi que les deux modes d'adaptation :

- 1° Par rameaux végétatifs stériles.
- 2° Par rameaux à fécondité atténuée.

Ajuga reptans.

Les pieds développés à la lumière diffuse présentaient l'aspect que l'on rencontre d'ordinaire dans la nature, c'est-

à-dire possédaient un axe central florifère et des rameaux latéraux stériles; sur certains pieds les fleurs de l'axe central avortèrent complètement, dans d'autres l'axe floral ne se différencia pas et la rosette resta stérile.

Les rosettes qui se formèrent à l'extrémité des stolons se comportèrent de même l'année suivante, soit à la lumière diffuse, soit dans les conditions moyennes de lumière dans lesquelles ces plantes vivent dans la nature.

Les pieds développés à la lumière directe possédaient outre la tige centrale florifère, plusieurs tiges latérales, de une à cinq, également florifères, avec un nombre de nœuds floraux plus ou moins grand; les moins florifères se transformèrent, après floraison, en tiges rampantes.

Les rosettes qui se formèrent à l'extrémité des stolons se développèrent abondamment et quelques-unes même fleurirent au mois d'août; plusieurs de leurs bourgeons latéraux s'épanouirent en rosettes qui se comportèrent l'année suivante comme la rosette terminale, c'est-à-dire donnèrent un axe florifère dans les conditions ordinaires de lumière de la nature (1).

La lumière directe produit donc, en agissant sur l'*Ajuga reptans*, des phénomènes de désadaptation; il y a de plus à remarquer ici l'influence de l'état antérieur de la plante sur ces phénomènes.

Deux rosettes provenant de deux pieds, d'une même souche, qui se sont développés l'un au soleil, l'autre à la lumière diffuse, sont différentes au point de vue adaptatif; la première est plus désadaptée que la seconde, puisqu'elle donne des rameaux latéraux florifères dans les conditions moyennes de lumière de la nature, tandis que l'autre donne des rameaux latéraux stériles.

Je n'ai pu obtenir par l'action de la lumière diffuse de phé-

(1) Au soleil les bourgeons latéraux de ces rosettes latérales et de la rosette terminale donnent en partie des hampes florales, de sorte qu'une rosette qui a passé l'année précédente au soleil peut donner, exposée encore au soleil, l'année suivante, jusqu'à quinze hampes florales.

nomènes de suradaptation sur la hampe florale terminale d'*Ajuga reptans*; le fait décrit par Moquin-Tandon doit être considéré comme un phénomène de suradaptation accidentelle; il faut probablement attribuer cet insuccès à une spécialisation extrême du bourgeon terminal chez cette plante et au grand nombre d'étages floraux de la grappe; ce nombre, quoique étant diminué par l'action de la lumière diffuse, ne l'est pas suffisamment pour que la hampe florale puisse à son extrémité terminale se transformer en tige rampante.

Lamium Galeobdolon.

Les pieds que je cultivais à une lumière diffuse assez faible ne donnèrent que des tiges stériles. Au soleil se produisirent des tiges fertiles; de plus un certain nombre de tiges stériles présentèrent une désadaptation partielle en ce sens qu'elles ne passèrent que par deux stades, un stade dressé et un stade horizontal sans racines, et se redressèrent immédiatement après. Au soleil les entre-nœuds de la tige rampante étaient moins allongés qu'à la lumière diffuse.

Convolvulus sepium.

J'ai transporté au soleil des rameaux rampants qui se développaient dans la nature à une ombre épaisse; leur extrémité était au stade rampant avec racines adventives, mais n'était pas encore épaissie et transformée en rhizome. Au soleil l'extrémité rampante de ces rameaux se redressa et redevint grimpante; de même les bourgeons latéraux, qui se seraient développés en rameaux rampants dans les conditions primitives, se développèrent en rameaux grimpants.

Potentilla Fragariastrum.

A la lumière diffuse rien de particulier.

Au soleil il se produisit vers la fin de septembre une

deuxième floraison, mais les rameaux florifères qui se développèrent étaient beaucoup plus épais que ceux du printemps, leur base possédait l'épaisseur du stolon, et en présentait d'ailleurs les caractères de structure. Il faut donc considérer ces rameaux comme étant des stolons devenus florifères, analogues aux stolons latéraux d'*Ajuga reptans*.

Potentilla reptans.

A une lumière diffuse assez faible, il y a abaissement de la fécondité par avortement d'un grand nombre et même parfois de toutes les fleurs. Le même fait se présente également dans le *Lysimachia Nummularia*. Les fleurs avortées sont beaucoup plus nombreuses à la lumière diffuse qu'au soleil.

Glechoma hederacea.

Les pieds développés à la lumière directe possédaient de nombreux nœuds florifères, six ou plus, à fleurs bien développées ; leur extrémité terminale se détruisit pour la plupart sans se transformer en tige rampante. Dans les quelques tiges qui subirent cette évolution, les bourgeons latéraux situés sur la partie dressée se développèrent, soit en rameaux dressés dont l'extrémité se détruisit, soit en rameaux dressés qui se transformèrent ensuite mais tardivement en rameaux rampants.

J'ai trouvé au soleil plusieurs stolons qui, après avoir rampé pendant cinq à six entre-nœuds, se redressaient en rameaux intermédiaires entre les rameaux florifères et les rameaux rampants ; ils possédaient un bourgeon terminal peu dissocié, des fleurs avortées, des angles saillants, des racines adventives peu développées. On peut considérer ces rameaux comme étant des rameaux rampants désadaptés (1).

Les pieds développés à la lumière diffuse renfermaient

(1) Ces rameaux désadaptés sont excessivement rares, je n'en ai trouvé que 3 sur un total de 60 stolons environ qui se développaient au soleil.

des nœuds florifères en moyenne moins nombreux, un certain nombre n'en avaient que deux ou trois; de plus, chez plusieurs, les fleurs étaient complètement avortées, l'extrémité de presque tous ces rameaux se transforma en tige rampante; les bourgeons latéraux de la partie dressée de la tige, qui se sont d'ailleurs rarement développés, présentèrent une évolution abrégée et donnèrent, soit une tige dressée se transformant rapidement en tige rampante, soit un rameau de suite oblique ou horizontal.

La lumière diffuse produit ainsi sur le *Glechoma hederacea* des phénomènes de suradaptation. Il est à remarquer que les stades de suradaptation ou de désadaptation sont les mêmes stades intermédiaires entre la tige dressée et la tige rampante que nous avons décrits.

Cette plante fait partie du groupe des plantes rampantes qui tendent vers les plantes grimpantes. Nous avons vu plus haut quelles analogies morphologiques on pouvait établir entre ces deux catégories de plantes, et nous avons comparé en particulier le *Glechoma hederacea* et l'*Ampelopsis hederacea*. Nous sommes ainsi conduits par cette analogie à voir si la lumière diffuse n'aurait pas une action analogue sur cette dernière plante.

Je disposais quatre plants d'*Ampelopsis hederacea*, l'un en plein soleil, un deuxième dans un endroit où il recevait le soleil pendant une partie de la journée seulement, les deux autres à une lumière diffuse faible. Les quatre plants se trouvaient auparavant au soleil, et quelques-uns de leurs bourgeons commençaient à se développer quand le transport fut effectué.

Le pied situé au soleil émit 9 rameaux florifères et 6 rameaux grimpants; le pied situé à la lumière moyenne émit 3 rameaux de chaque espèce, les deux pieds à la lumière diffuse faible donnèrent chacun 5 rameaux grimpants (1), ceux de leurs bourgeons qui renfermaient des

(1) Les rameaux grimpants développés à la lumière diffuse faible étaient retombés sur le sol, où ils traînaient sur une grande longueur; à tous leurs

fleurs en voie de différenciation quand le transport eut lieu, et dont une partie aurait donné des rameaux florifères si le pied était resté au soleil, donnèrent, par un phénomène de suradaptation, des rameaux grimpants intermédiaires, à pédoncule contourné et à fleurs avortées.

A la fin de l'année, je transportai l'un des pieds de la lumière diffuse faible au soleil, et je laissai les trois autres en place. L'année suivante, le pied au soleil avait 17 rameaux florifères et 8 grimpants, le pied à la lumière moyenne, 3 rameaux florifères et 4 grimpants, le pied à la lumière faible, 3 rameaux grimpants. Le pied qui avait passé l'année précédente à la lumière diffuse, émit 6 rameaux florifères et 7 grimpants.

On voit que l'action de la lumière directe augmente la quantité totale des rameaux et la proportion relative des rameaux florifères, c'est-à-dire produit des phénomènes de désadaptation. L'inverse a lieu pour la lumière diffuse qui produit des phénomènes de suradaptation. Il y a lieu de remarquer aussi que les deux pieds placés la seconde année dans les mêmes conditions de lumière, mais qui ont un passé différent, sont également différents au point de vue adaptatif: le pied qui avait passé un an à la lumière directe, a fourni 2 rameaux florifères pour 1 grimpant, celui qui avait passé l'année précédente à la lumière diffuse n'a fourni que 1 rameau florifère pour 1 grimpant.

La seconde année, j'examinai, non seulement la nature des rameaux, mais aussi la forme des rameaux grimpants; les rameaux grimpants du pied situé au soleil, comprenaient 6 rameaux intermédiaires et 2 à vrilles; le pied situé à la lumière moyenne, présentait 2 rameaux intermédiaires et 2 à vrilles; le pied à la lumière diffuse faible avait 3 rameaux à vrilles; le pied qui avait passé un an à la

nœuds, même à ceux qui ne touchaient pas terre, s'étaient développées des racines adventives. Il y a là évidemment un début d'adaptation à la vie rampante.

lumière diffuse et qui était exposé au soleil, avait 4 rameaux à vrilles et 3 rameaux intermédiaires.

On peut ainsi dire que, aussi bien au point de vue de la forme que du nombre des rameaux, la lumière diffuse produit une suradaptation, la lumière directe une désadaptation; de plus, les stades de suradaptation sont les mêmes que ceux de désadaptation.

L'observation directe des pieds d'*Ampelopsis hederacea* qui se développent dans la nature, confirme ces résultats. Aux endroits bien éclairés les rameaux florifères prédominent et les rameaux grimpants sont formés presque uniquement de rameaux intermédiaires; aux endroits très ombragés, les rameaux florifères sont rares, même absents complètement, et les rameaux grimpants sont formés surtout et parfois uniquement de rameaux à vrilles.

La lumière diffuse exerce ainsi, sur l'*Ampelopsis hederacea*, une action tout à fait analogue à celle qu'elle exerce sur le *Glechoma hederacea*. Or ces deux plantes, comme nous l'avons vu, font partie de deux groupes biologiques qui présentent les convergences adaptatives suivantes :

- 1° Nutation accentuée.
- 2° Dissociation du bourgeon terminal.
- 3° Allongement et faible diamètre des entre-nœuds.
- 4° Augmentation du diamètre des vaisseaux, réduction du sclérenchyme des faisceaux.

Il était intéressant de voir comment la lumière diffuse se comportait vis-à-vis de ces caractères.

Influence de la lumière diffuse sur les caractères de convergence adaptative entre les plantes rampantes et les plantes grimpantes. — Ces caractères sont les quatre que nous avons énumérés plus haut.

En ce qui concerne le premier, on sait, d'après les expériences de Noll, que la nutation des plantes est plus accentuée à l'obscurité qu'à la lumière. J'ai constaté le même fait sur les plantes que je cultivais comparativement à la lumière diffuse et au soleil (*Stachys palustris*, *Mentha arvensis*, etc.).

Chez le *Solanum Dulcamara* qui est une plante faiblement adaptée à la vie grimpante, la nutation devient très faible au soleil, les rameaux restent peu allongés, et c'est par suite de ces deux causes probablement, que les rameaux du pied cultivé au soleil ne se sont pas enroulés autour des supports qu'ils ont rencontrés, tandis que ceux du pied cultivé à la lumière diffuse se sont très bien enroulés.

En ce qui concerne la dissociation du bourgeon terminal, les plantes grimpantes et les plantes rampantes ayant un bourgeon très dissocié, aussi bien au soleil qu'à la lumière diffuse, il en résulte que l'aspect de ce bourgeon diffère assez peu dans les deux cas, quoique les entrenœuds soient plus allongés à la lumière diffuse, mais il est possible, par l'action de ce facteur, de faire apparaître ce caractère ainsi que les suivants chez des plantes ordinaires.

Le *Stachys palustris* présente à ce point de vue un exemple très net. Le bourgeon terminal des rameaux développés à la lumière diffuse (fig. 20), comparé au bourgeon terminal des rameaux développés au soleil (fig. 21) est nettement

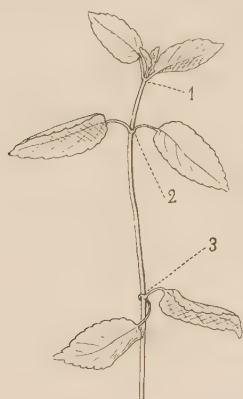


Fig. 20. — *Stachys palustris*. Bourgeon terminal d'un rameau développé à la lumière diffuse.



Fig. 21. — *Stachys palustris*. Bourgeon terminal d'un rameau développé au soleil.

Les numéros 1, 2, 3, indiquent les nœuds correspondants des deux figures

dissocié; de plus, à la lumière atténuée les entrenœuds sont plus allongés et de diamètre plus faible, ils présentent une tendance à s'enrouler autour d'un support (1), et quelques-

(1) La tendance à l'enroulement des entrenœuds, très accentuée chez le

uns sont tordus sur eux-mêmes. Ils possèdent donc à l'état d'ébauche, les caractères morphologiques de convergence adaptative que l'on trouve chez les rameaux grimpants et rampants, avec en plus des caractères que l'on trouve uniquement chez les rameaux grimpants (fig. 5 et 6, Pl. VII).

Au point de vue anatomique, on voit également apparaître, dans le pied exposé à la lumière diffuse, les caractères de convergence adaptative des plantes grimpantes et des plantes rampantes. Les rameaux de ce pied présentent en effet, par rapport à ceux du pied développé au soleil, un bois renfermant des vaisseaux plus larges et un sclérenchyme réduit (fig. 8 et 9, Pl. VIII).

En ce qui concerne les caractères morphologiques et anatomiques d'adaptation, nous venons de les voir apparaître chez le *Stachys palustris* sous l'action de la lumière diffuse, nous les étudierons encore sur le *Glechoma hederacea* et l'*Ampelopsis hederacea*.

Les rameaux rampants et les rameaux grimpants qui se développent à la lumière diffuse présentent des entre-nœuds plus allongés, les feuilles ont également une dimension plus grande. Il semble y avoir pour la dimension de ces feuilles un optimum de lumière, car au soleil et à la lumière diffuse faible, elles sont de dimension moindre qu'à une lumière diffuse moyenne.

Les rameaux de *Glechoma hederacea* avaient atteint une longueur de 1 mètre au soleil et de 1 m. 80 à la lumière diffuse; chez l'*Ampelopsis hederacea*, la longueur au soleil était de 1 mètre et à la lumière diffuse de 3 mètres.

Au point de vue anatomique, les rameaux des pieds développés à la lumière diffuse présentent par rapport à ceux des pieds développés au soleil des vaisseaux plus larges et un sclérenchyme réduit.

En résumé, la lumière diffuse, en agissant sur les rameaux

Stachys palustris, se retrouve, mais à un degré beaucoup moindre, chez les *Calamintha Clinopodium*, *Ballota foetida*.

grimpants et rampants, exagère les caractères de convergence adaptative entre les plantes grimpantes et les plantes rampantes; en agissant sur des rameaux dressés ordinaires, elle peut faire apparaître jusqu'à un certain point ces caractères.

CHAPITRE III

GÉOTROPISME, HÉLIOTROPISME, ÉPINASTIE DES RAMEAUX RAMPANTS

I. — HISTORIQUE.

Cause de la reptation. — Plusieurs auteurs se sont déjà préoccupés de rechercher à quelle cause on doit attribuer la position horizontale des rameaux rampants aériens.

Frank (1) attribue à l'héliotropisme négatif la cause de la reptation de *Lysimachia Nummularia*, car cette plante, d'après cet auteur, se redresse si on la protège contre l'action d'une lumière trop forte. Pour d'autres plantes, comme le *Polygonum aviculare*, Frank attribue la reptation à une sensibilité héliotropique particulière qu'il appelle l'héliotropisme transversal; ces plantes possèdent, d'après le même auteur, au même titre que les plantes dressées ordinaires un géotropisme négatif, car elles se redressent si on les soustrait à l'action directrice de la lumière en les plaçant à l'obscurité.

Enfin Frank attribue à une sensibilité géotropique particulière, qu'il appelle le géotropisme transversal, la reptation de plantes comme le *Fragaria lucida* qui restent horizontales aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière, et qui reprennent cette position si on vient à les en écarter.

De Vries (2) a constaté que les stolons de *Fragaria cana-*

(1) Frank, *Die natürliche wagerechte Richtung der Pflanzentheile*, 1870.

(2) De Vries, *Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile* (Arbeiten des Botan. Instit. in Würzburg. Bd I, heft II, 1872).

densis se redressent nettement à l'obscurité ; il attribue par suite la reptation à l'héliotropisme négatif ; il attribue à cette même cause l'horizontalité de la tige de *Polygonum aviculare*.

Wiesner (1) a observé les rameaux rampants des *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, il attribue également leur horizontalité à l'action de l'héliotropisme négatif.

Czapeck (2) considère le géotropisme transversal comme étant la cause de la reptation. En éclairant par-dessous des rameaux rampants de *Rubus* et de *Fragaria* placés dans une caisse noire, il n'a constaté aucun éloignement de la lumière, quoique les conditions soient les meilleures pour la manifestation de l'héliotropisme négatif. En plaçant d'ailleurs des rameaux rampants de *Lysimachia Nummularia* et de *Fragaria* sur un clinostat et en les éclairant unilatéralement, il a constaté que ces rameaux possédaient un héliotropisme positif.

Le redressement de certains rameaux rampants à l'obscurité serait alors attribuable, d'après Czapeck, à une variation du géotropisme.

Cette opinion de Czapeck sur la cause de la reptation des rameaux rampants aériens est d'ailleurs en conformité avec celle des différents auteurs qui se sont occupés de la cause de la position horizontale des rameaux rampants souterrains. Ces deux sortes d'organes présentant une grande analogie, il est vraisemblable *à priori* que la cause de la reptation doit être la même de part et d'autre.

Dutrochet (3), le premier, attribua au géotropisme la position horizontale des rhizomes de certaines plantes submergées, *Typha*, *Sparganium*, *Sagittaria*.

Hofmeister (4) émit plus tard la même opinion.

(1) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen in Pflanzenreiche*, 1878.

(2) Czapeck, *Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger plagiotroper Pflanzentheile* (Aus den Sitz. der kaiserl. Akad. der Wissenschaften in Wien, 1895).

(3) Dutrochet, *Mémoires pour servir*, etc., tome II, p. 6 et 9, 1837.

(4) Hofmeister, *Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von*

Elfving (1) étudia la question expérimentalement, il montra que si l'on vient à écarter les rhizomes de leur position horizontale, ils reprennent en se courbant cette même position. Cette réaction de la plante ne peut être attribuée qu'au géotropisme.

Ces résultats ont été confirmés par les travaux ultérieurs de Gœbel (2) et de Stahl (3) qui ont opéré sur des plantes nombreuses.

Action de la lumière sur le géotropisme des rameaux rampants. — Les travaux concernant l'action des facteurs extérieurs et en particulier de la lumière sur le géotropisme sont peu nombreux.

Stahl (4) a étudié l'influence de la lumière sur le géotropisme des racelles de premier ordre et des rhizomes. Il a constaté que dans les deux cas il y avait courbure vers le bas, c'est-à-dire transformation du géotropisme en un géotropisme plus voisin du géotropisme positif.

D'ailleurs tous les rhizomes ou stolons souterrains ne se comportent pas ainsi, et c'est un fait connu que de nombreux rameaux de cette espèce se transforment à la lumière en rameaux feuillés à géotropisme négatif.

Le fait a encore été signalé dernièrement par Briquet (5) sur les stolons souterrains de *Mentha arvensis*. En détachant l'extrémité de ces stolons, cet auteur l'a vue se recouvrir de feuilles et se transformer en rameau dressé.

De même que la lumière produit une variation de la sensibilité géotropique et le retour à une sensibilité plus voisine du géotropisme positif, dans les rameaux souterrains

Pflanzenheilen (Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, herausgegeben von Pringsheim, Bd III, 1863).

(1) Elfving, *Ueber einige horizontal wachsende Rhizome* (Arbeiten des Botan. Instit. in Würzburg, Bd II, heft III, 1880).

(2) Gœbel, *Bot. Zeit.*, 1880.

(3) Stahl, *Berichte der deutschen botan. Gesellsch.*, Bd II, 1884.

(4) Stahl, *Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane* (Berichte der deutsch botan. Gesellsch., 1884).

(5) Briquet, *Modifications produites par la lumière dans le géotropisme des stolons des menthes* (Arch. phys. Nat. Genève, 4^e période, I, 54).

horizontaux et dans les racines de premier ordre, de même l'obscurité produit une variation de la sensibilité géotropique dans les rameaux rampants et le retour à un géotropisme plus voisin du géotropisme négatif. C'est ainsi que Czapeck explique le redressement à l'obscurité des rameaux d'un certain nombre de plantes rampantes comme les *Ranunculus repens*, *Vincamajor*, *Rubus cæsius*, *Polygonum aviculare*, etc. D'autres plantes rampantes ne présentent pas cette sensibilité spéciale à l'obscurité, et restent horizontales; tels sont les *Potentilla reptans*, *Glechoma hederacea*, *Linaria Cymbalaria*, etc. (1).

Cette explication est tout à fait conforme à la conception actuelle des phénomènes géotropiques comme étant des phénomènes d'irritabilité, analogues aux phénomènes de sensibilité chez les animaux (2). Mais avant de la formuler dans son dernier mémoire (3), Czapeck dans un travail précédent (4) avait formulé une autre hypothèse. Il supposait que, outre le géotropisme transversal, les rameaux horizontaux hypogés et épigés renfermaient les premiers du géotropisme positif, les seconds du géotropisme négatif, ce géotropisme restant de part et d'autre à l'état latent.

La lumière d'une part, l'obscurité de l'autre, permettraient à ce géotropisme latent de se manifester en produisant les phénomènes observés. C'est dans un mémoire ultérieur que Czapeck donne l'explication que j'ai indiquée plus haut.

Épinastie. — Je parlerai seulement des travaux relatifs à l'épinastie des rameaux rampants. Le mot épinastie fut introduit pour la première fois par Schimper, qui appela épinastiques les organes dont le côté supérieur possède un anneau ligneux plus épais que le côté inférieur. Wiesner (5) remplaça cette expression par le terme de « épitrophie » pour

(1) Czapeck, *Richtungursachen*, etc., *loc. cit.*

(2) Czapeck, *Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen* (Jahrbücher für wissenschaft. Botanik., 1898).

(3) Czapeck, *Weitere Beiträge*, etc., *loc. cit.*

(4) Czapeck, *Richtungursachen*, etc., *loc. cit.*

(5) Wiesner, *Biologie* (Wien, 1889).

éviter la confusion avec des phénomènes d'un autre ordre, et on désigne maintenant sous le nom de *nastie* les courbures produites dans un organe sous l'action d'un facteur extérieur, qui n'ont pas pour effet d'orienter cet organe par rapport à la cause agissante (1). C'est ce qui distingue ces courbures des *tropismes* qui ont au contraire pour effet de donner à l'organe une direction déterminée par rapport au facteur qui les produit (1).

De Vries (2) a montré que les tiges horizontales de nombreuses plantes sont épinastiques; parmi les plantes sur lesquelles il a opéré se trouvent les *Fragaria elatior*, *Potentilla reptans*, *Ajuga reptans*, *Lysimachia Nummularia*. Il attribue l'épinastie à des causes internes de croissance.

Sachs (3) a montré que le Lierre est épinastique; la face éclairée est convexe et possède une croissance plus grande que la face d'ombre; il en est de même des rameaux d'*Atropa Belladonna* qui sont horizontaux par suite d'une forte épinastie.

Sachs ne spécifie pas d'ailleurs dans son travail à quelle cause doivent être attribués ces phénomènes épinastiques.

Czapeck dans un premier mémoire (4) considère l'épinastie des rameaux d'*Atropa Belladonna* comme purement géogène, et celle des rameaux d'*Hedera Helix* comme à la fois géogène et photogène; il dénie toute épinastie aux rameaux rampants d'autres plantes comme les *Lysimachia Nummularia*, *Fragaria*, contrairement au travail précédent de de Vries. Dans un deuxième mémoire (5), il revient sur son opinion en ce qui concerne l'*Hedera Helix*, et l'*Atropa Belladonna*; il attribue au géotropisme transversal certaines courbures qu'il considérerait auparavant comme géoépinastiques et

(1) Czapeck, *Weitere Beiträge*, etc., loc. cit.

(2) De Vries, *Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile* (Arbeiten des Botan. Institut. in Würzburg, Bd I, p. 253, 1872).

(3) Sachs, *Arbeiten des Botan. Instit. in Würzburg*, Bd II, heft II, 1879.

(4) Czapeck, *Richtungursachen*, etc., loc. cit.

(5) Czapeck, *Weitere Beiträge*, etc., loc. cit.

considère les rameaux de ces deux plantes comme doués en outre de photoépinastie.

Ces différences d'opinion montrent que la question des courbures épinastiques est une question complexe et qu'il est souvent difficile de les distinguer des courbures dues aux tropismes; je me suis cependant efforcé de le faire autant que possible dans le cours de ce travail.

II. — EXPÉRIENCES.

Je m'occuperai d'abord du géotropisme, de l'héliotropisme, et de l'épinastie des rameaux rampants, j'étudierai ensuite comment se fait le passage au point de vue géotropique du stade dressé au stade horizontal; enfin j'étudierai l'action des diverses intensités lumineuses sur le géotropisme des rameaux rampants.

Géotropisme.

J'ai expérimenté sur les *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Mentha aquatica*, *Hieracium Pilosella*, *Ranunculus repens*, *Rubus cæsius*, *Potentilla reptans*, *Potentilla Anserina*, *Trifolium repens*.

Je redressais les rameaux rampants de toutes ces plantes en tournant leur extrémité, soit vers le haut, soit vers le bas; au bout d'un temps variable, mais qui pouvait dans certains cas aller jusqu'à une semaine, les rameaux reprirent la position horizontale; les rameaux redressés vers le haut reprenaient rigoureusement cette position, ceux qui étaient tournés vers le bas revenaient, soit à cette position, soit à une position voisine légèrement oblique.

D'ailleurs, les rameaux précédents placés dans une caisse noircie, et éclairés en dessous, ne se redressaient pas vers le haut, ce qui aurait dû arriver s'ils avaient possédé un géotropisme négatif et un héliotropisme négatif. Cette hypothèse est donc à rejeter.

J'ai d'ailleurs recommencé la première expérience sur plusieurs des plantes précédentes en entourant le rameau vertical de glaces de manière à égaliser les conditions d'éclairement, et les courbures se sont produites de même. La lumière n'entre donc pour rien dans leur formation.

Les courbures précédentes sont donc de nature purement géotropique et la reptation doit être attribuée au géotropisme transversal. Quant au redressement de certains rameaux rampants à l'obscurité, il ne peut être attribué qu'à une variation sous cette influence de la sensibilité géotropique.

Héliotropisme.

Pour étudier la nature de l'héliotropisme des plantes précédentes, je les disposais horizontalement dans une boîte noircie dont une face latérale était ouverte et recevait la lumière du jour. Je constatai que ces plantes avaient les unes un héliotropisme positif comme les *Lysimachia Nummularia*, *Hieracium Pilosella*, *Mentha aquatica*, les autres un héliotropisme négatif comme les *Glechoma hederacea*, *Convolvulus sepium*, *Potentilla reptans*. Il est à remarquer que les *Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, possèdent dans leurs stades dressés et obliques un héliotropisme nettement positif, l'adaptation à la vie rampante entraîne donc chez ces plantes un changement de la sensibilité héliotropique.

Épinastie.

Si l'on observe les plantes rampant à la surface du sol, on constate que leur tige ne présente pas une rectitude absolue mais possède une face supérieure nettement convexe; dans certains cas cette convexité s'étend à un grand nombre d'entre-nœuds comme dans les *Hieracium Pilosella*, *Mentha aquatica*, dans d'autres elle atteint séparément chaque entre-nœud qui forme ainsi une sorte d'arcade, comme

dans les *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans*, *Glechoma hederacea* (fig. 1, 4, 5, Pl. VI).

On ne saurait voir là une action de l'héliotropisme négatif, puisque certaines des plantes précédentes comme les *Mentha aquatica*, *Hieracium Pilosella* possèdent un héliotropisme positif. Si d'ailleurs on éclaire les rameaux rampants latéralement, on voit nettement les courbures en question coexister avec les courbures héliotropiques. Un rameau d'*Hieracium Pilosella* placé horizontalement et éclairé d'un seul côté prend une forte convexité vers le haut dans ses entre-nœuds âgés, tandis que son extrémité terminale se courbe légèrement vers la lumière. Un rameau de *Glechoma hederacea*, de *Potentilla reptans*, éclairé de même, se dirige vers le fond de la caisse par une série d'arcades successives.

Ce qui caractérise les courbures en question, c'est qu'elles se font dans un plan vertical quelle que soit la direction d'où vienne la lumière, qu'elle vienne de haut ou latéralement, comme je l'ai vérifié sur les *Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, *Hieracium Pilosella*, *Mentha aquatica*, etc. (1).

Elles sont donc de nature géogène et comme elles n'ont pas pour effet d'orienter la plante par rapport à la direction du facteur agissant, elles rentrent dans la catégorie des courbures désignées par la terminaison *nastie*, nous avons affaire ici à une *géoépinastie*.

Ces courbures géoépinastiques se distinguent, comme il a été dit, des courbures héliotropiques par l'éclairement latéral ; on peut encore varier l'expérience de la manière suivante.

On prend un rameau rampant de *Glechoma hederacea*, et on le coupe au-dessus d'un nœud en enlevant en même temps les deux feuilles attenantes à ce nœud, de manière

(1) Quand on éclaire la plante par en bas, les courbures vers le bas peuvent être attribuées à l'héliotropisme positif que possèdent la plupart des plantes rampantes et l'expérience ne prouve rien, sauf dans le cas de plantes comme le *Potentilla reptans* dont les rameaux possèdent un héliotropisme négatif et cependant s'incurvent vers la lumière sous l'influence de l'épinastie.

à laisser s'effectuer librement le développement des bourgeons situés à leur aisselle; on place le rameau ainsi préparé horizontalement, dans une caisse noircie au fond et ouverte sur une de ses faces, en le tournant de manière que le plan formé par les deux bourgeons et le rameau soit horizontal. Les deux bourgeons en se développant donnent des rameaux au début horizontaux, mais qui ne tardent pas à s'incliner obliquement vers le bas, d'un angle de 30° environ; en même temps leur face tournée vers la lumière devient convexe et les rameaux se dirigent peu à peu vers le fond de la caisse. Cette dernière courbure est de nature héliotropique. La première courbure qui tient à une croissance plus grande de la face supérieure est une courbure épinastique.

L'existence de ces courbures épinastiques permet d'expliquer certaines particularités qui se présentent dans les expériences relatives au géotropisme des rameaux rampants. Si l'on redresse vers le haut une tige rampante, comme dans les expériences dont j'ai parlé au début, la tige se courbe et reprend la position horizontale en vertu de la courbure géotropique, puis la courbure épinastique intervenant, elle dépasse cette position et prend une position oblique. Le premier entre-nœud qui se développe ensuite débute à une position horizontale ou presque horizontale, puis prend également une position oblique par suite de la courbure épinastique, et ainsi de suite. Il en résulte que seul le dernier entre-nœud est horizontal ou voisin de cette position; tous les autres forment par leur ensemble une sorte de ligne brisée.

Quand l'épinastie est accentuée comme dans les *Potentilla reptans*, *Anserina*, les côtés de cette ligne brisée peuvent devenir convexes et former une série d'arcades successives.

Les courbures géoépinastiques, que l'on observe sur les rameaux qui se développent au soleil, sont plus accentuées que celles qui se produisent à la lumière diffuse. Le fait est

net sur les *Ajuga reptans*, *Trifolium repens*, *Hieracium Pilosella*. Si l'on transporte au soleil un pied d'*Ajuga reptans* qui s'est développé à la lumière diffuse, les courbures épïnastiques deviennent plus accentuées.

Cette remarque présente une certaine importance, car il peut arriver que la courbure géoépïnastique très accentuée au soleil masque la véritable sensibilité géotropique du rameau. Chez le *Potentilla reptans* les rameaux d'un pied situé au soleil semblent se développer directement horizontalement, tandis que les rameaux d'un pied situé à la lumière diffuse passent par un stade nettement dressé. Si on transporte un pied du soleil à la lumière diffuse, les nouveaux entre-nœuds se redressent, et l'inverse se produit si l'on transporte un pied de la lumière diffuse au soleil. Si l'on observe attentivement ce qui se passe au soleil, on voit que le rameau commence à se développer verticalement ou obliquement, puis il se courbe en formant un coude, le même phénomène peut ensuite se reproduire et l'on peut avoir deux coudes successifs. L'explication de ce fait me paraît être la suivante : le rameau se développe avec un géotropisme négatif, puis l'épïnastie intervient et lui fait reprendre en se coulant la position horizontale ; le rameau tend à se redresser de nouveau, mais l'épïnastie intervient pour lui faire reprendre de nouveau cette position, d'où un nouveau coude. A la lumière diffuse, l'épïnastie étant moins accentuée, le rameau se développe librement suivant la position verticale. J'ai observé des phénomènes analogues sur le *Duchesnea indica*. Chez l'*Hieracium Pilosella*, à la lumière diffuse, certains stolons passent par un stade oblique faisant un angle de 20° environ avec l'horizon, stade qui passe inaperçu à la lumière directe à cause de l'augmentation de l'épïnastie.

On ne peut invoquer comme cause de ces phénomènes l'héliotropisme, puisque l'héliotropisme est positif à ce stade chez ces plantes ; on ne peut invoquer non plus une action de la lumière sur le géotropisme, car alors la formation de

coudes est inexplicable; l'interprétation que je donne plus haut me semble donc la seule possible.

De ce qui précède, on peut tirer les conclusions suivantes.

Les plantes rampantes possèdent :

1° Un géotropisme transversal.

2° Un héliotropisme positif ou négatif.

3° Une géoépinastie plus accentuée au soleil qu'à la lumière diffuse.

Évolution géotropique des rameaux rampants.

Dans la première partie de ce travail, nous avons vu qu'un certain nombre de rameaux rampants passaient par trois stades.

1° Un stade dressé.

2° Un stade horizontal sans racines ou à racines peu développées.

3° Un stade horizontal à racines bien développées.

Entre le premier et le deuxième stade, on a toutes les positions obliques intermédiaires.

Pendant la première phase, les rameaux ont l'aspect ordinaire des rameaux dressés; ils en ont également le géotropisme, c'est-à-dire possèdent un géotropisme négatif. Si l'on vient en effet à les déranger de la position verticale, ils la reprennent par une courbure.

J'ai fait l'expérience sur les *Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, *Rubus cæsius*, *Lysimachia Nummularia*.

Pour expliquer les positions obliques successives que prennent ensuite les rameaux, deux hypothèses se présentent.

1° Le géotropisme du rameau change brusquement en devenant transversal, et les positions obliques sont alors dues à la courbure géotropique qui en résulte, en d'autres termes, ces positions sont équivalentes à celles que prend un rameau rampant redressé vers le haut pour revenir à sa position normale.

2° La sensibilité géotropique de la plante varie d'une manière continue et chaque position oblique correspond à une sensibilité géotropique déterminée.

L'expérience montre que c'est cette dernière hypothèse qui est exacte. Si en effet on prend des rameaux obliques de *Rubus cæsius*, *Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, *Lysimachia Nummularia*, etc., et qu'on les détourne de leur position en les courbant soit vers le haut soit vers le bas, ces rameaux, par une courbure inverse, reprennent leur situation primitive dans l'espace.

Si de plus on expose ces rameaux obliques à l'obscurité, ils se comportent comme les rameaux horizontaux, c'est-à-dire se redressent et prennent une position plus voisine de la position verticale. La sensibilité géotropique oblique de ces rameaux est donc tout à fait analogue à la sensibilité géotropique transversale. Il y a ainsi, dans le passage du stade dressé au stade rampant, variation continue de la sensibilité géotropique, le terme initial est le géotropisme négatif et le terme final est le géotropisme transversal.

Action des diverses intensités lumineuses sur le géotropisme chez les plantes rampantes.

J'étudierai successivement :

1° L'action de l'obscurité.

2° L'action de la lumière diffuse.

3° L'action de la lumière directe.

1° *Action de l'obscurité.* — J'ai cité plus haut les expériences de Czapeck et indiqué qu'il divisait les plantes rampantes en deux catégories, celles qui se redressaient et celles qui ne se redressaient pas à l'obscurité. A la première catégorie il faut encore ajouter les *Hieracium Pilosella*, *Mentha sativa*, *Stachys silvatica*, *Ajuga reptans*, que Czapeck ne signale pas dans son mémoire et sur lesquelles j'ai expérimenté.

J'ai expérimenté également sur les *Potentilla reptans*,

Glechoma hederacea que Czapeck range parmi les plantes ne se relevant pas à l'obscurité. On sait que ces plantes présentent dans la position horizontale deux stades : un stade peu adapté à racines adventives nulles ou à peine développées et un stade très adapté à racines adventives précoces et bien développées. Ces deux stades différents au point de vue morphologique sont également différents au point de vue géotropique.

Si en effet l'on transporte à l'obscurité deux groupes de rameaux horizontaux, les uns peu adaptés, les autres très adaptés, on constate que les rameaux de chacun de ces groupes se redressent. Les angles dont ils se relèvent peuvent varier beaucoup dans un même groupe et même sur un même pied, mais on peut dire qu'en moyenne les rameaux du premier groupe se redressent plus vite, sont plus sensibles à l'action de l'obscurité que ceux du second groupe.

Dans une expérience des plus favorables, deux rameaux horizontaux peu adaptés de *Glechoma hederacea* se sont redressés de 70° au bout de quatre heures d'exposition à l'obscurité, deux rameaux rampants horizontaux peu adaptés de *Potentilla reptans* se sont relevés au bout de six heures de 60°.

Je n'ai jamais obtenu de pareils résultats sur les rameaux très adaptés de ces deux plantes ; chez le *Glechoma hederacea*, en général, une faible réaction a commencé à se manifester après vingt-quatre heures ; après quarante-huit heures, les stolons s'étaient relevés de 25 à 40° ; chez le *Potentilla reptans*, au bout de six heures, aucune réaction ne s'était produite ; au bout de vingt-quatre heures, quelques rameaux s'étaient redressés de 20 à 30°, d'autres étaient restés horizontaux.

Les rameaux obliques paraissent se comporter comme les rameaux horizontaux peu adaptés, ils se relèvent d'angles très variables et ne paraissant avoir aucun rapport avec leur obliquité, mais ils se redressent en général en

même temps que les rameaux horizontaux peu adaptés.

Sans vouloir généraliser trop hâtivement, les expériences précédentes nous permettent cependant de préciser la manière dont s'accomplit au moins chez certaines plantes l'évolution géotropique qui suit parallèlement l'évolution morphologique du rameau. Le rameau passe par une série de positions obliques et par une position horizontale peu adaptée, auxquelles correspondent des sensibilités géotropiques déterminées réagissant rapidement à l'obscurité, et enfin par une position horizontale très adaptée où la réaction à l'obscurité est beaucoup plus lente.

2° *Action de la lumière diffuse.* — Je rappellerai à ce sujet l'expérience sur le *Stachys silvatica* : si l'on transporte un pied de *Stachys silvatica* du soleil à la lumière diffuse, les rameaux dressés de cette plante se courbent lentement à leur extrémité, passent par une série de positions obliques et atteignent la position horizontale. Il y a variation continue du géotropisme, car ces rameaux dans leurs différentes positions ont toutes les propriétés géotropiques des rameaux qui passent par des stades analogues chez les plantes où ce phénomène de transformation est normal; ils reprennent leur position dans l'espace si on les en écarte, et ils se redressent à l'obscurité. Nous pouvons donc conclure de cette expérience que : 1° la lumière diffuse peut transformer le géotropisme négatif d'un rameau en géotropisme transversal; 2° cette transformation s'accomplit en passant par des stades géotropiques identiques à ceux que traversent les rameaux dressés en se transformant dans la nature en rameaux rampants.

A l'appui de ces conclusions, on peut rappeler l'action de la lumière diffuse sur le *Glechoma hederacea*; au soleil les rameaux dressés et latéraux de cette plante se transforment rarement en rameaux rampants; à la lumière diffuse la transformation est très fréquente.

3° *Action de la lumière directe.* — Nous avons vu dans l'action de la lumière directe sur le *Stachys silvatica* que sous

cette influence les rameaux rampants de la base de la tige se relèvent progressivement pour prendre la position et la forme des rameaux dressés. Il y a en même temps transformation du géotropisme de ces rameaux qui de transversal redevient négatif. La lumière directe peut donc transformer un rameau à géotropisme transversal en rameau à géotropisme négatif. Comme autre exemple de cette transformation, je citerai les rameaux rampants de *Convolvulus sepium* qui, transportés de la lumière diffuse où ils se développent, au soleil, deviennent grimpants.

Pour voir de plus près comment se fait cette transformation, j'ai transporté au soleil un pied de *Stachys silvatica* possédant des rameaux obliques et horizontaux, développés à la lumière diffuse; au bout de deux jours d'exposition à la lumière directe, les rameaux de cette plante s'étaient redressés ainsi :

Un rameau oblique faisant un angle de 40° était devenu vertical.

Un rameau horizontal sans racines, s'était relevé de 50° .

Un rameau horizontal avec racines, s'était relevé de 15° .

Si l'on considère qu'un rameau dressé de *Stachys silvatica* passe par ces trois stades dans sa transformation à la lumière diffuse en rameau rampant, on voit que l'on peut dire que sa sensibilité géotropique vis-à-vis de la lumière directe subit une évolution analogue à celle que nous avons constatée plus haut sur la sensibilité géotropique des rameaux des *Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, relativement à l'obscurité, c'est-à-dire qu'elle passe par un stade où elle réagit facilement et qui correspond au stade oblique et au stade horizontal sans racines, pour aboutir à un stade où elle réagit difficilement et qui correspond au stade horizontal avec racines.

Si d'ailleurs on retransporte de nouveau le pied de *Stachys silvatica* à la lumière diffuse, les rameaux qui se sont redressés reprennent peu à peu leur position horizontale; le retour se fait d'autant plus vite que le rameau primitif était plus

adapté; ainsi le rameau horizontal avec racines avait repris au bout d'un jour la position horizontale, le rameau horizontal sans racines la reprit au bout de cinq jours, quant au rameau oblique qui s'était redressé verticalement, il avait encore la même position huit jours après.

Les rameaux de *Stachys silvatica* sont des plus commodes pour les expériences relatives à la lumière directe, et cela pour deux raisons : 1° étant accidentellement adaptés, ils se désadaptent plus facilement ; 2° leur épinastie est inappréciable.

Si l'on opère sur les rameaux rampants naturels d'autres plantes, le phénomène est plus complexe, car à l'action de la lumière sur le géotropisme du rameau vient s'ajouter l'action de la lumière sur l'épinastie qui tend à produire des courbures inverses; la courbure résultante sera dirigée vers le haut ou vers le bas, suivant celle des deux courbures qui l'emportera. En opérant sur de jeunes stolons d'*Ajuga reptans* cultivés à la lumière diffuse où les courbures épinastiques ne se manifestaient pas encore, j'ai obtenu au bout d'un jour d'exposition à la lumière directe un relèvement qui pour quelques stolons a atteint 70°; en opérant sur des stolons âgés il se produit au contraire une forte courbure épinastique vers le bas.

Des tiges obliques de *Lysimachia Nummularia* faisant, l'une 40°, l'autre 50° avec l'horizon se sont relevées de 10° à 20° après une journée d'exposition au soleil.

Des tiges de *Rubus cæsius* faisant des angles de 20° et 40° avec l'horizon, se sont relevées après le même temps de 10° et 15°.

Des stolons horizontaux peu adaptés de *Glechoma hederacea* se sont relevés après le même temps de 30°; des stolons très adaptés se sont au contraire incurvés vers le bas par suite de l'augmentation de l'épinastie.

Il semble donc que la lumière directe possède une action générale sur le géotropisme des rameaux rampants et que cette action soit analogue à celle de l'obscurité. La lumière

directe et l'obscurité complète favorisent le retour à un géotropisme plus voisin du géotropisme négatif; seule la lumière diffuse favorise le géotropisme transversal.

CONCLUSIONS.

I. — BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE DES PLANTES RAMPANTES.

a. *Biologie et morphologie générale.* — Les plantes rampantes étudiées dans ce travail présentent un ensemble de caractères communs qui permettent de les comprendre dans un même groupe biologique. Ce sont des rameaux végétatifs ou des rameaux florifères à fécondité atténuée, dont les nœuds portent des racines adventives, et dont le bourgeon terminal présente un aspect particulier (dissocié) par suite de l'allongement des premiers entre-nœuds.

Les rameaux rampants traversent en général plusieurs stades; dans le cas où leur évolution est la plus complète (*Lamium Galeobdolon*, *Vinca major*, *Potentilla reptans*, etc.), elle comprend trois stades : 1° un stade dressé à bourgeon terminal ordinaire; 2° un stade horizontal sans racines ou à racines peu développées et à bourgeon terminal dissocié; 3° un stade horizontal à racines précoces bien développées et à bourgeon terminal dissocié.

Entre les deux premiers stades se trouvent des positions obliques intermédiaires.

Tous les rameaux rampants ne passent pas par ces trois stades, il y a fréquemment abréviation dans le développement. Le rameau débute alors à un stade oblique, ou horizontal avec ou sans racines (*Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Lysimachia Nummularia*).

Ces variations, limitées à certains rameaux dans les plantes précédentes, deviennent la règle chez d'autres plantes rampantes qui ne présentent jamais de stade dressé et débutent directement soit au deuxième (*Potentilla Anserina*, *Fraga-*

riastrum), soit au troisième stade (*Trifolium repens*, *Stachys silvatica*).

Entre les rameaux dressés et les rameaux rampants (*Glechoma hederacea*, *Lamium Galeobdolon*, *Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*, *Ranunculus repens*, etc.) on trouve des rameaux intermédiaires, qui montrent que l'adaptation à la vie rampante se fait par atténuation et même suppression de la fécondité de différentes manières :

1° Substitution de bourgeons végétatifs aux bourgeons florifères (*Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Lamium Galeobdolon*).

2° Intercalation de nœuds végétatifs précédant les nœuds florifères (*Ranunculus repens*, *Hieracium Pilosella*).

3° Diminution du nombre des fleurs à chaque nœud (*Glechoma hederacea*, *Lamium Galeobdolon*, *Ajuga reptans*).

4° Avortement des fleurs (*Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Lamium Galeobdolon*).

Ces modifications permettent d'expliquer la morphologie de certaines plantes rampantes comme les *Potentilla reptans*, *Potentilla Anserina*, *Duchesnea indica*, *Fragaria vesca*. Les rameaux rampants des trois premières de ces plantes sont des inflorescences en cymes bipares, à chaque étage floral desquelles il y a substitution d'un bourgeon stérile à rosette à un bourgeon florifère. Les rameaux rampants de *Fragaria vesca* sont des rameaux florifères sympodiques identiques à l'inflorescence sympodique de la tige dressée, mais où chaque hampe florale est remplacée par une rosette à fécondité retardée et en général stérile.

De pareils phénomènes de substitution peuvent d'ailleurs se rencontrer accidentellement chez des tiges dressées florifères (*Ranunculus repens*, *Fragaria vesca*).

Il existe une sorte de balancement entre la reproduction sexuée et la multiplication végétative par rameaux rampants. Chez certaines plantes en effet (*Glechoma hederacea*, *Lamium Galeobdolon*, *Ajuga reptans*) où la tige dressée se transforme

parfois après floraison en tige rampante, cette transformation se fait surtout chez les rameaux présentant des nœuds florifères peu nombreux.

De même chez le *Ranunculus repens* les rameaux rampants qui se redressent en devenant florifères, portent d'autant moins de fleurs qu'ils présentent davantage d'entre-nœuds rampants végétatifs précédant la floraison.

b. *Morphologie externe et interne.* — A ce point de vue, on peut diviser les rameaux rampants en trois groupes.

Le premier groupe renferme des rameaux rampants à caractères adaptatifs peu accentués. Ces rameaux, en dehors des caractères généraux que nous avons indiqués, et qu'ils possèdent naturellement, sont de simples rameaux végétatifs. Cependant chez certains d'entre eux s'indiquent des caractères que l'on retrouve dans le troisième groupe. Le *Lamium Galeobdolon* présente par exemple une réduction du cylindre central et un léger allongement et amincissement de la tige, le *Ranunculus repens* présente un bourgeon terminal fortement dissocié.

Le deuxième groupe renferme des plantes dont les rameaux rampants possèdent des caractères morphologiques et anatomiques les rapprochant des rhizomes : réduction plus ou moins accusée des feuilles en écailles (*Vinca major, minor, Convolvulus sepium*), augmentation du rapport de l'écorce au cylindre central (*Vinca major, minor, Lysimachia Nummularia*, etc.), développement précoce du liège (*Potentilla Fragariastrum, Vinca minor*), réduction du sclérenchyme (*Potentilla Fragariastrum*), présence d'amidon (*Trifolium repens, Lysimachia Nummularia*, etc.), disparition plus ou moins complète de la chlorophylle (*Convolvulus sepium, Vinca major*, etc.). Ce groupe comprend deux sortes de plantes; chez les unes toute la tige est transformée en rhizome (*Potentilla Fragariastrum, Trifolium repens, Hieracium Pilosella*, etc.), chez les autres l'extrémité seule se transforme en rhizome (*Vinca major, minor, Rubus cæsius*, etc.). Chez certaines de ces plantes (*Potentilla Fragariastrum*) il

peut y avoir accumulation de réserves d'amidon aux nœuds et formation de sortes de tubercules.

Le troisième groupe renferme des plantes présentant des caractères adaptatifs qui les rapprochent des plantes grimpantes. Ces caractères de convergence sont les suivants : 1° allongement des entre-nœuds et faible diamètre de la tige ; 2° dissociation accentuée du bourgeon terminal ; 3° augmentation du diamètre des vaisseaux et réduction du sclérenchyme des faisceaux ; 4° nutation très accusée de l'extrémité terminale.

On peut même établir une comparaison intéressante entre les rameaux d'une plante grimpante (*Ampelopsis hederacea*) et ceux d'une plante rampante (*Glechoma hederacea*) déterminée.

c. *Différenciation du bourgeon*. — En général les rameaux dressés et les rameaux rampants se développent pendant deux périodes successives de la vie de la plante, la période dressée précédant la période rampante ; ces deux périodes ne se distinguent quelquefois pas du tout dans les plantes à rosette (*Ranunculus repens*, *Hieracium Pilosella*, etc.).

La nature du rameau émis par un bourgeon dépend de la position de ce bourgeon sur la plante et des conditions dans lesquelles il se développe.

Si le bourgeon est situé sur la tige dressée et se développe pendant la période dressée, il donne une tige dressée.

Si le bourgeon est sur la tige rampante et se développe pendant la période rampante, il donne un rameau rampant.

Si le bourgeon est situé sur la tige dressée et se développe pendant la période rampante, il donne un rameau dressé qui se transforme (*Vinca major*, *Rubus cæsius*, etc.) ou non (*Stachys silvatica*, etc.) suivant le cas en rameau rampant ; chez le *Glechoma hederacea* il peut y avoir développement abrégé et le bourgeon peut s'allonger directement en rameau oblique ou horizontal avec ou sans racines.

Si le bourgeon est situé sur le rameau rampant et se

développe pendant la période dressée qui suit, il se développe en rameau dressé.

Le cas des plantes à rosette est à examiner d'une manière spéciale.

Tous les bourgeons de la rosette (*Ranunculus repens*, *Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*) sont équivalents en puissance, c'est-à-dire peuvent donner tous soit un rameau florifère, soit un rameau rampant stérile. Il y a cependant une spécificité plus ou moins accusée de ces bourgeons, le bourgeon central donne plutôt une tige florifère, les bourgeons latéraux un rameau rampant stérile. Cette spécificité des bourgeons est peu accentuée dans le *Ranunculus repens* où le bourgeon central se développe fréquemment en un stolon stérile ou à floraison retardée, elle l'est déjà beaucoup plus dans l'*Hieracium Pilosella* où ce fait se produit assez rarement, elle atteint son maximum dans l'*Ajuga reptans* où le fait ne se produit presque jamais. De même les stolons latéraux de *Ranunculus repens* sont dans la nature fréquemment fertiles, ceux d'*Hieracium Pilosella* plus rarement, ceux d'*Ajuga reptans* encore davantage. Il est d'ailleurs à remarquer que lorsque les bourgeons latéraux deviennent florifères, ce sont ceux qui avoisinent le bourgeon terminal; il y a donc encore une certaine différence spécifique entre les bourgeons du sommet et ceux de la base de la rosette.

Les bourgeons latéraux du stolon peuvent se développer soit en rosettes soit en stolon; il y a toutes les transitions entre les entre-nœuds allongés du stolon et ceux de la rosette (*Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*, etc.); ces deux organes peuvent même se transformer l'un dans l'autre (*Potentilla Fragariastrum*, *Ranunculus repens*), et l'on doit considérer dans les plantes précédentes une rosette et un stolon stériles, comme deux formes végétatives différemment adaptées de la plante.

Les plantes précédentes représentent des formes peu spécialisées morphologiquement, il en est tout autrement

chez d'autres plantes à rosette comme les *Potentilla reptans*, *Fragaria vesca*, etc., où la différenciation du bourgeon est déterminée d'une manière absolue.

d. *Racines adventives*. — Les racines adventives naissent aux nœuds, les deux premières en général symétriquement en traversant en haut et en bas la base de la feuille. Chez un certain nombre de plantes comme les *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans*, elles se développent sur le bourgeon qui naît à l'aisselle de la feuille. Les racines qui naissent postérieurement, dans le cas où elles se produisent, se développent en nombre plus ou moins grand et sans ordre apparent; chez les plantes à rosette elles se développent sur la base de la rosette.

Chez certaines plantes, il arrive fréquemment que la racine supérieure avorte ou ne se développe pas (*Lysimachia Nummularia*, *Veronica officinalis*, *Trifolium repens*, etc.).

Toutes les parties de la tige rampante ne sont pas également adaptées au point de vue de la présence des racines adventives; celles-ci manquent la plupart du temps aux premiers nœuds, elles naissent au contraire en plus grande abondance aux derniers (*Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*, *Potentilla reptans*, etc.).

Les racines adventives apparaissent d'une manière très précoce quand la tige est au troisième stade; dans le *Glechoma hederacea*, elles apparaissent dès le premier nœud; il en est de même dans les *Potentilla reptans*, *Anserina*, etc. Dans certains stolons (*Ajuga reptans*, *Hieracium Pilosella*, etc.) elles apparaissent tout d'un coup quand le stolon a terminé sa croissance.

e. *Durée des rameaux rampants*. — La durée des stolons est variable, les uns se détruisent pendant l'hiver qui suit leur formation (*Fragaria vesca*, *Potentilla reptans*); d'autres se conservent encore pendant une partie de l'année suivante *Glechoma hederacea*, *Stachys silvatica*, *Veronica officinalis*, etc.); il y en a enfin qui durent plusieurs années après s'être enfouis plus ou moins sous le sol; le fait arrive acci-

dentellement chez les *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, il est la règle chez le *Vinca minor*.

La base des tiges dressées peut également se conserver plus ou moins longtemps et il en résulte alors la formation de chicots; ces chicots, accidentels chez l'*Ajuga reptans*, sont la règle chez les *Lamium Galeobdolon*, *Vinca major*, *minor*, etc.; ils forment des organes de conservation de la plante qui émettent chaque année de nouveaux rameaux.

II. — INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LES PLANTES RAMPANTES.

Quand l'influence de la lumière a pour effet d'adapter la plante à la vie rampante plus profondément qu'elle ne l'est d'ordinaire dans la nature, il y a suradaptation; dans le cas contraire, où l'adaptation devient moins profonde, il y a désadaptation.

La lumière diffuse produit des phénomènes de suradaptation (*Glechoma hederacea*, *Stachys silvatica*, *Hieracium Pilosella*).

La lumière directe produit des phénomènes de désadaptation (*Hieracium Pilosella*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*, etc.).

L'état antérieur de la plante influe dans sa réaction vis-à-vis de la lumière; si par exemple la plante a été exposée auparavant au soleil, elle se désadapte plus facilement que si elle avait été exposée à la lumière diffuse (*Ajuga reptans*).

Il en résulte que deux stolons issus d'un même pied, qui se sont trouvés à travers un grand nombre de générations successives dans des conditions différentes de lumière, ne réagiront pas ensuite de la même manière, s'ils se trouvent exposés à une même intensité lumineuse; celui qui aura un passé de lumière plus intense, donnera des pieds plus florifères, plus désadaptés à la vie rampante; celui qui aura un passé de lumière plus atténuée donnera des pieds moins florifères, plus adaptés à la reptation.

C'est ainsi qu'il faut expliquer, je pense, les différences

dans l'adaptation que l'on trouve souvent entre deux pieds voisins d'une même plante rampante, placés dans des conditions de milieu identiques.

Les stades intermédiaires par lesquels un rameau florifère dressé s'adapte en devenant rampant stérile, sont analogues aux stades intermédiaires par lesquels un rameau rampant stérile se désadapte en devenant florifère dressé (*Glechoma hederacea*, *Hieracium Pilosella*).

Les conclusions précédentes s'appliquent, en tous points, en ce qui concerne l'adaptation à la vie grimpante (*Ampelopsis hederacea*), ce qui justifie encore la comparaison qui a été faite entre ces plantes et tout un groupe de plantes rampantes.

La lumière diffuse peut produire, en agissant sur des rameaux dressés végétatifs et florifères (*Stachys silvatica*), les deux modes d'adaptation que l'on observe chez les plantes rampantes, à savoir :

1° Adaptation par rameaux rampants stériles végétatifs.

2° Adaptation par rameaux à fécondité atténuée.

L'adaptation se fait en passant par les mêmes stades qui se produisent naturellement chez les plantes rampantes ordinaires, à savoir :

1° Un stade dressé.

2° Un stade horizontal sans racines ou à racines peu développées.

3° Un stade horizontal avec racines bien développées.

La lumière diffuse, en agissant sur les rameaux grimpants et rampants (*Ampelopsis hederacea*, *Glechoma hederacea*), exagère en eux les caractères convergents d'adaptation à la vie grimpante et rampante; en agissant sur les rameaux dressés elle provoque en partie l'apparition de ces caractères (*Stachys palustris*).

La lumière diffuse produit également l'avortement plus ou moins grand des fleurs (*Lysimachia Nummularia*, *Potentilla reptans*).

III. — GÉOTROPISME, HÉLIOTROPISME, ÉPINASTIE.

On doit considérer la cause de la reptation comme étant de nature purement géotropique (*géotropisme transversal*). Les expériences qui ont été faites n'ont porté, il est vrai, que sur un certain nombre de plantes, mais il ne faut pas oublier que toutes les plantes étudiées dans ce travail présentent des caractères qui conduisent à les classer dans un même groupe biologique, et à ce titre, la généralisation est légitime.

Les rameaux rampants possèdent un héliotropisme soit positif (*Hieracium Pilosella*, *Lysimachia Nummularia*, etc.), soit négatif (*Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, etc.); certains d'entre eux (*Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*) possèdent, au stade dressé ou oblique, un héliotropisme positif, l'adaptation à la reptation entraîne donc chez ces plantes un changement de la sensibilité héliotropique.

Les rameaux rampants possèdent une géoépinastie qui détermine une convexité plus ou moins grande du rameau; cette géoépinastie est plus accentuée à la lumière directe qu'à la lumière diffuse.

Quand un rameau dressé se transforme en rameau rampant, il passe par une série de positions obliques à chacune desquelles correspond une sensibilité géotropique oblique déterminée.

La lumière directe (*Stachys silvatica*) et l'obscurité (*Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*) produisent en agissant sur des rameaux à géotropisme oblique ou transversal, une variation de la sensibilité géotropique, et le retour à un géotropisme plus voisin du géotropisme négatif.

Deux rameaux horizontaux différemment adaptés d'une même plante sont différents au point de vue géotropique; le moins adapté est plus sensible à l'action de la lumière directe et de l'obscurité. Les rameaux obliques se comportent comme les rameaux horizontaux peu adaptés.

La lumière diffuse en agissant sur des rameaux à géo-

tropisme négatif peut les transformer en rameaux à géotropisme transversal ; cette transformation s'accomplit en passant par des stades géotropiques identiques à ceux qui se produisent dans la transformation naturelle des tiges dressées en tiges rampantes.

IV. — RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

Les plantes qui ont fait l'objet de ce travail forment un groupe biologique que l'on peut déterminer par les caractères suivants :

1° Les rameaux rampants sont des rameaux végétatifs ou des rameaux florifères à fécondité atténuée.

2° Les premiers entre-nœuds possèdent une croissance intercalaire rapide ; le bourgeon terminal présente par suite un aspect caractéristique (*bourgeon dissocié*).

3° Les nœuds sont munis de racines adventives. La production de ces racines est un caractère héréditaire, c'est-à-dire que les racines adventives se développent même si la tige ne repose pas sur le sol.

4° La cause de la reptation est due au géotropisme transversal.

L'étude de l'action de la lumière diffuse sur les plantes montre que ce facteur favorise la production de rameaux rampants, et peut faire apparaître jusqu'à un certain point les différents caractères qui déterminent ces plantes, chez des rameaux qui ne les présentent pas d'ordinaire. Je suis donc conduit à émettre cette hypothèse que les plantes à rameaux rampants du groupe étudié dans ce travail ont dû se former primitivement sous l'action d'une lumière atténuée. Ces plantes posséderaient ainsi une origine analogue à celle que l'on attribue d'ordinaire aux plantes grimpantes (1).

Dans le groupe des plantes rampantes délimité comme il a été dit, on peut distinguer plusieurs degrés d'adaptation.

(1) Cette hypothèse a été exposée récemment d'une manière très intéressante dans le livre de M. Costantin, intitulé *la Nature tropicale*.

Un certain nombre de plantes (*Lamium Galeobdolon*, *Ajuga reptans*, *Veronica officinalis*, etc.) ont gardé simplement, en dehors des caractères généraux du groupe, les caractères végétatifs. Ce sont des plantes faiblement adaptées.

En partant de ce groupe la différenciation s'accroît dans deux voies différentes; un certain nombre de plantes (*Potentilla Fragariastrum*, *Vinca major*, etc.) ont subi sans doute profondément l'action du sol, à la surface duquel elles se développent et qui les recouvre souvent partiellement; elles ont acquis des caractères analogues à ceux des tiges souterraines. D'autres (*Glechoma hederacea*, *Potentilla reptans*, etc.) ont subi plutôt l'influence profonde de la lumière diffuse, elles ont donné des rameaux étiolés, allongés et amincis, dont la forme et la structure se rapprochent de celles des rameaux grimpants. Cette ressemblance morphologique et anatomique entre tout un groupe de plantes rampantes et les plantes grimpantes, semble indiquer une communauté d'origine, et c'est là encore un fait à l'appui de l'hypothèse que j'ai énoncée, car on s'accorde généralement à attribuer à l'action de la lumière diffuse la formation des rameaux grimpants.

Certaines plantes, comme les *Stachys silvatica*, *Veronica Chamædrys*, ont des rameaux horizontaux, en général souterrains, mais qui parfois sortent du sol en donnant des rameaux rampants aériens. D'autres plantes, comme les *Convolvulus sepium*, *Rubus cæsius*, ont des rameaux rampants aériens qui se transforment en rameaux souterrains.

Ces plantes forment transition vers le groupe des plantes à drageons. Elles montrent qu'il y a une étroite analogie entre ces dernières et les plantes rampantes; il est très vraisemblable de supposer que ces deux groupes ont la même origine, et proviennent du grand développement des organes végétatifs, résultant de l'affaiblissement de la fécondité sous l'action de la lumière diffuse.

La lumière atténuée a donc pu constituer un facteur puissant de transformation, et jouer dans l'évolution des

végétaux un rôle beaucoup plus considérable que celui qui lui est attribué généralement.

Ce travail a été fait au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, et au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau sous la direction de M. Gaston Bonnier, à qui je témoigne ici toute ma reconnaissance pour les excellents conseils et les encouragements qu'il m'a prodigués.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

FD, tige florifère dressée. — FDC, tige florifère dressée centrale. — FDL, tige florifère dressée latérale. — FO, tige florifère oblique. — FR, tige florifère rampante. — SD, tige stérile dressée. — SO, tige stérile oblique. — SR, tige stérile rampante. — BV, base végétative. — BVD, base végétative dressée. — BVR, base végétative rampante. — HF, hampe florale. — NV, nœud végétatif. — NFA, nœud florifère à fleurs avortées. — CH, chicot. — V, vaisseaux. — SC, sclérenchyme.

PLANCHE V

- Fig. 1. — Aspect extérieur d'une tige dressée florifère et d'une tige dressée stérile de *Lamium Galeobdolon*.
- Fig. 2. — Rameaux florifères et stériles de *Lamium Galeobdolon*, transformés plus ou moins complètement en rameaux rampants, un des rameaux est au stade oblique, les deux autres au stade horizontal sans racines.
- Fig. 3. — Partie terminale radicante d'un rameau rampant de *Lamium Galeobdolon*, dont l'extrémité s'est redressée, et dont un des bourgeons latéraux s'est développé en rameau stérile qui commence à se transformer en rameau rampant.
- Fig. 4. — Extrémité supérieure d'une tige florifère de *Lamium Galeobdolon* se transformant en rameau végétatif qui évoluera ensuite en rameau rampant.
- Fig. 5. — Aspect extérieur de rameaux dressés de *Veronica officinalis*; la tige rampante de l'année précédente s'est redressée en un rameau portant latéralement des axes florifères, les bourgeons latéraux de cette tige se sont comportés de même.
- Fig. 6. — Aspect extérieur d'une tige de *Veronica officinalis* dont l'extrémité s'est transformée en tige rampante radicante.
- Fig. 7. — Extrémité terminale d'une tige dressée stérile de *Stachys silvatica*.
- Fig. 8. — Extrémité terminale d'une tige rampante stérile de *Stachys silvatica*.
- Fig. 9. — Extrémité terminale d'une tige dressée de *Vinca major*.
- Fig. 10. — Extrémité terminale d'une tige rampante de *Vinca major* (stade horizontal sans racines).
- Fig. 11. — Extrémité terminale d'une tige rampante de *Vinca major* (stade horizontal avec racines).
- Fig. 12. — Extrémité terminale d'une tige rampante de *Convolvulus sepium* (stade horizontal sans racines).

Fig. 13. — Extrémité terminale d'une tige rampante de *Convolvulus sepium* (stade horizontal avec racines).

PLANCHE VI

Fig. 1. — Aspect extérieur d'un pied de *Ranunculus repens* montrant les diverses transitions entre la tige florifère et le stolon stérile ; la tige centrale est une tige florifère normale, un premier rameau latéral s'est développé en une tige dressée florifère dont l'entre-nœud de base est resté végétatif, un second rameau florifère latéral présente à sa base un entre-nœud végétatif rampant et radicaire, enfin un troisième rameau latéral présente avant de fleurir 5 entre-nœuds végétatifs rampants.

Fig. 2. — Partie supérieure florifère de *Potentilla argentea*, les numéros 1, 2, 3, 4, désignent les nœuds correspondant aux nœuds de *Potentilla reptans*, marqués du même numéro.

Fig. 3. — Tige de *Potentilla argentea*, comprenant la rosette de base dont les feuilles sont détruites et la portion inférieure de la partie végétative moyenne.

Fig. 4. — Aspect extérieur d'un pied de *Glechoma hederacea* montrant les diverses transitions entre la tige dressée florifère et le stolon stérile ; la tige dressée présente 6 nœuds florifères avec 4 à 6 fleurs, la tige oblique présente 4 nœuds florifères avec 2 à 3 fleurs, la tige rampante florifère présente 2 nœuds florifères avec 1 fleur.

Fig. 5. — Tige rampante de *Potentilla reptans*, les numéros indiquent les nœuds correspondant à ceux de *Potentilla argentea*.

Fig. 6. — Pied d'*Hieracium Pilosella* développé au soleil ; la figure montre en même temps deux stades intermédiaires entre la tige florifère et le stolon stérile, une des hampes florales latérales FDL présente à sa base deux petites feuilles, deux autres rameaux florifères latéraux présentent une base végétative rampante.

Fig. 7. — Pied d'*Hieracium Pilosella* développé à la lumière diffuse, la tige florifère centrale présente avant de se redresser une base végétative rampante.

PLANCHE VII

Fig. 1. — Pied développé à la lumière diffuse de *Stachys silvatica*.

SR₁, tige rampante stérile sans racines.

SR₂, tige rampante stérile avec racines.

La tige florifère FO présente trois nœuds à fleurs avortées et son extrémité végétative, qui se transforme en tige rampante, se trouve à un stade oblique.

Fig. 2. — Pied de *Stachys silvatica* développé dans la nature.

Fig. 3. — Cette figure représente les trois nœuds à fleurs avortées de la tige FO de la figure 1, elle montre le retour partiel des bractées florales à la forme végétative, les numéros 1, 2, 3, représentent les nœuds correspondant à ceux de la figure 4.

Fig. 4. — Figure montrant les bractées des trois nœuds d'une hampe florale latérale qui correspondent aux nœuds à fleurs avortées de la tige FO, la correspondance est indiquée par les chiffres 1, 2, 3.

Fig. 5. — Pied de *Stachys palustris* développé à la lumière diffuse ; le support autour duquel un des rameaux s'enroule a été introduit après

que les entre-nœuds du rameau se sont tordus naturellement sous l'action de la lumière atténuée.

Fig. 6. — Pied de *Stachys palustris* développé à la lumière directe.

PLANCHE VIII.

Fig. 1. — Bois de la base végétative d'une tige dressée de *Glechoma hederacea*.

Fig. 2. — Bois d'un rameau rampant stérile de *Glechoma hederacea*.

Fig. 3. — Bois d'une tige dressée de *Glechoma hederacea* dont l'extrémité s'est transformée en tige rampante.

Fig. 4. — Bois d'une tige rampante de *Fragaria vesca*.

Fig. 5. — Bois de la partie moyenne végétative de la tige de *Potentilla argentea*.

Fig. 6. — Bois de la tige florifère d'*Ampelopsis hederacea*.

Fig. 7. — Bois de la tige grimpante d'*Ampelopsis hederacea*.

Fig. 8. — Bois de la tige développée au soleil de *Stachys palustris*.

Fig. 9. — Bois de la tige développée à la lumière diffuse de *Stachys palustris*.



A. Maige del.

Herincq sc.

Lamium Galeobdolon 1, 2, 3, 4. — *Veronica officinalis* 5, 6.

Stachys silvatica 7, 8. — *Vinca major* 9, 10, 11.

Convolvulus sepium 12, 13.



A. Maige del.

Horneg sc.

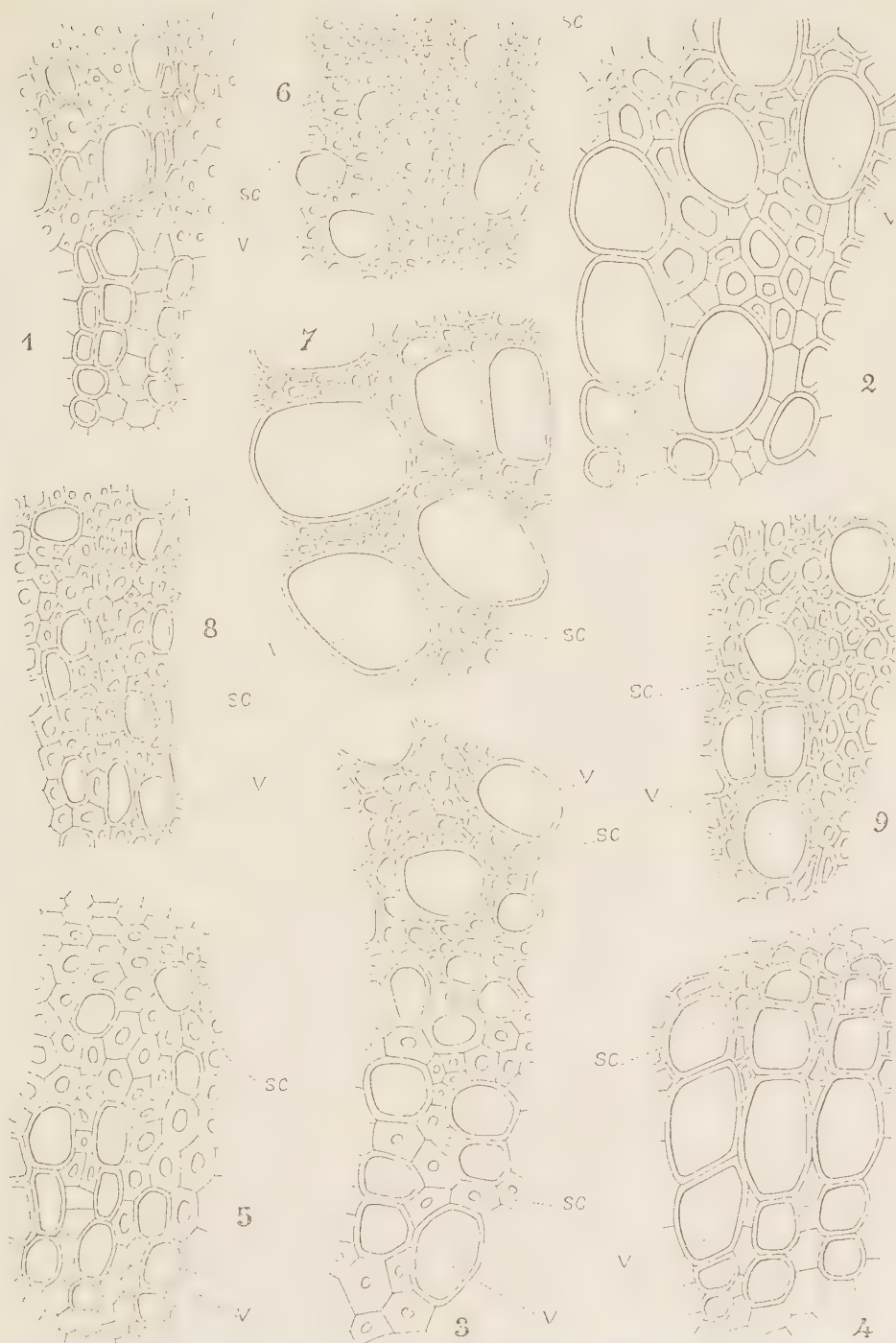
Ranunculus repens 1. — *Potentilla argentea* 2, 3.
Glechoma hederacea 4. — *Potentilla reptans* 5.
Hieracium Pilosella 6, 7.



A. Mouge del.

Herincq sc.

Stachys silvatica 1, 2, 3, 4. — *Stachys palustris* 5, 6.



A. Moige del.

Herczog sc.

Glechoma hederacea 1, 2, 3. — *Fragaria vesca* 4.
Potentilla argentea 5. — *Ampelopsis hederacea* 6, 7.
Stachys palustris 8, 9.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° ZOOLOGIE. — ADAPTATIONS DU SQUELETTE AUX DIVERS MODES DE LOCOMOTION CHEZ LES VERTÉBRÉS.

2° GÉOLOGIE. — L'ARDENNE. — RELATIONS AVEC LE MASSIF RHÉNAN.

Vu et approuvé : Paris, le 21 novembre 1899.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

